Aus dem Institut für Physiologie der Freien Universität Berlin

Über die Beeinflussung der horizontalen Circularvektion durch Augenbewegungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von Kai Bötzel
aus Itzehoe, Schleswig-Holstein
1986

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549614_0058

Aus dem Institut für Physiologie der Freien Universität Berlin

Über die Beeinflussung der horizontalen Circularvektion durch Augenbewegungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von Kai Bötzel
aus Itzehoe, Schleswig-Holstein
1985

Referent: Prof. Dr. O.-J. Grüsser

Koreferent: Prof. Dr. R. Schiffter

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 14.1.1986

Inhaltsverzeichnis

		Seite
1	Einleitung	4
1.1	Beschreibung der Circularvektion	4
1.2	Überblick über bisherige Forschungsergebnisse	5
1.3	Fragestellung	19
2	Methodik	20
2.1	Beschreibung des Versuchsaufbaus	20
2.2	Versuchspersonen	23
3	Ergebnisse	23
3.1	Geschwindigkeitsschätzung	23
3.1.1	Versuchsablauf	23
3.1.2	Ergebnisse	23
3.2	Sprunghafte Änderung der Stimulationsgeschwindigkeit	25
3.2.1	Versuchsablauf	25
3.2.2	Ergebnisse	25
3.3	Fixation - optokinetischer Nystagmus	28
3.3.1	Versuchsablauf	28
3.3.2	Ergebnisse	30
3.4	Augenfolgebewegungen unabhängig vom optokinetischen Reiz	32
3.4.1	Versuchsablauf	32

3.4.2	Ergebnisse	33
3.5	Latenzzeitmessungen	37
3.5.1	Versuchsablauf	37
3.5.2	Ergebnisse	37
4	Diskussion	40
4.1	Geschwindigkeitsschätzung	40
4.2	Sprungförmige Änderung der Stimulationsgeschwindigkeit	40
4.3	CV bei Fixation und optokinetischem Nystagmus	43
4.4	Augenfolgebewegungen unabhängig vom optokinetischen Reiz	43
4.5	Latenzzeitmessungen	45
5	Mögliche Korrelationen zur Neurophysiologie	46
6	Zusammenfassung	55
7	Literatur	56
8	Danksagung	62
8	Lebenslauf	63

1. Einleitung

1.1. Beschreibung der Circularvection

Bei der Circularvektion (im folgenden: CV genannt) handelt es sich um eine visuell induzierte scheinbare Drehbewegung des eigenen Körpers. Ausgelöst wird diese Empfindung durch eine sich drehende visuelle Umwelt, die ein stationärer Beobachter betrachtet. Das Drehgefühl stellt sich während der Fixation eines stationären Fixationspunktes (maximale retinale Bildverschiebung) wie auch während eines optokinetischen Schaunystagmus (minimale retinale Bildverschiebung) ein. Allerdings ist die Stärke der CV unterschiedlich.

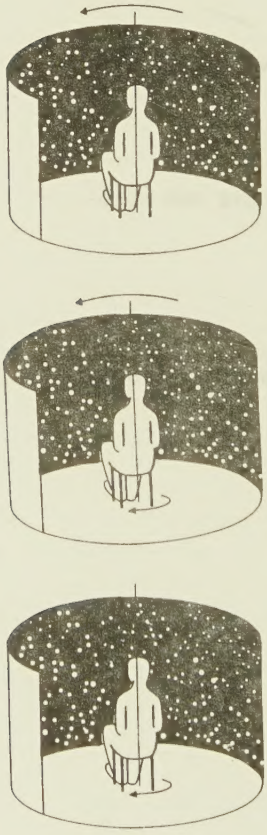


Abb. 1: Die 3 Stadien der CV während der Stimulation

Man kann die CV in 4 aufeinanderfolgende Stadien unterteilen (Abb. 1):

Erstes Stadium: Zu Beginn der Stimulation erlebt der Beobachter die Umwelt als bewegt und sich selbst als stationär.

Zweites Stadium: Nach einer gewissen Latenzzeit T_L bemerkt der Beobachter ein Eigendrehgefühl in entgegengesetzter Richtung zur Umweltbewegung. Die Umwelt erscheint langsamer gedreht als im ersten Stadium.

Drittes Stadium: Die Umwelt scheint still zu stehen, nur der Beobachter erlebt sich gedreht. Dieses Stadium wird "volle Vektion" genannt. In diesem Stadium kann es zu periodischen Schwankungen der Geschwindigkeit der CV (im folgenden: V_{CV}) und auch zur periodischen Umkehr der Richtung der CV kommen.

Viertes Stadium: Nach Beendigung der Stimulation treten bei dem Beobachter sowohl objektive als auch subjektive Nacheffekte auf: Das Drehgefühl hört nicht plötzlich auf, sondern dauert noch einige Zeit an, zunächst in derselben Richtung wie während der Stimulation (Nach-CV I). Die Drehempfindung kann aber auch die Richtung wechseln (Nach-CV II). Im Dunkeln hat die VP einen Nachnystagmus in dieselbe Richtung wie während der vorangegangenen Stimulation, auch dieser kann die Richtung wechseln (optokinetischer Nachnystagmus, OKAN).

Optisch induzierte Eigenbewegungsempfindungen können auch im Alltag beobachtet werden. So erlebt man eine Linearvektion, wenn man für einige Zeit von einer Brücke in einen fließenden Fluß schaut. Dann fühlt der Beobachter sich entgegengesetzt zur Strömungsrichtung bewegt. Auch bei Betrachtung eines Wasserfalls (Aristoteles, Addams) kann es vorkommen, daß eine Vektion wahrgenommen wird, man fühlt sich vertikal nach oben bewegt. Daß für Vektionsbewegungen die visuellen Reize des Hintergrundes ausschlaggebend sind, wird deutlich, wenn man in einem stehenden Zug sitzt und der abfahrende Zug auf dem Nebengleis das Gefühl vermittelt, man fahre bereits. Trotz fehlender vestibulärer Erregung und propriozeptiver Information vermittelt der durch das Abteilfenster gesehene bewegte Hintergrund das Gefühl, man fahre bereits.

Bei einer Autofahrt mit gleichformiger Geschwindigkeit auf einer ebenen Straße (z.B. Autobahn) ist die wahrgenommene Eigenbewegung überwiegend durch Vektion bedingt.

1.2. Überblick über bisherige Forschungsergebnisse

Ernst Mach griff diese Beobachtungen auf und beschrieb 1875 in seinem Buch "Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen" eine experimentell ausgelöste Circularvektion:

> "Der Beobachter sitzt also im Innern eines hohlen drehbaren linirten Cylinders. Wird diese Trommel allein einige Minuten in Drehung gehalten, so meint man bald, sich mit jenen Gegenständen, welche die Trommel nicht verdeckt, verkehrt zu drehen, bald glaubt man wieder zu ruhen,

während die Trommel sich dreht und beide subjective Zustände wechseln oft. Es schien mir bei mehrmaliger Wiederholung des Versuches, als ob der nicht fixierte Theil des Gesichtsfeldes am leichtesten in Bewegung gerathen würde. Dies würde einen guten Anhaltspunkt für die Erklärung der Erscheinung nach dem Breuer'schen Princip geben."(Seite 85)

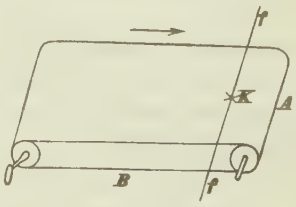
Vorangehend zitiert er Breuer über den per- und postrotatorischen Nystagmus folgendermaßen:

"In Folge dieses Zurückbleibens (der Augen in der langsamen Nystagmusphase während der Rotation, K.B.) behalten die Bilder ihren Ort auf der Netzhaut und die Gesichtsobjecte ihre Stelle im Raume, während wir von den ruckenden Bewegungen überhaupt keinen Gesichtseindruck erhalten. Nach längerer Dauer der Uhrzeigerbewegung hören nun die Bulbusbewegungen auf, die Augen bewahren ihre relative Lage gegen den Kopf und die Gegenstände scheinen nun vermöge der Verschiebung ihrer Bilder auf der Netzhaut die entgegengesetzte Drehung auszuführen." (a.a.O.Seite 82)

Mach grenzt allerdings Breuers Behauptung, daß stationäre Netzhautbilder mit im Raum stationären Objekten gleichzusetzen wären, ein, indem er beschreibt, wie ein Nachbild, das ja bekanntlich netzhautstabil ist, während des postrotatorischen Nystagmus als bewegt gesehen wird (a.a.O.Seite 84).

In "Die Analyse der Empfindungen", 4. Auflage (1903), beschreibt Mach eine experimentelle Linearvektion und die Bedeutung der Augenbewegungen bei derselben:

"Um dies bequem untersuchen zu können, habe ich mir einen einfachen Apparat konstruirt, der in Figur 18 dargestellt ist. Ein einfach gemusterter Ledertuchlaufteppich wird horizontal über zwei 2m lange, 3m voneinander in Lagern befestigte Walzen gezogen und mit Hülfe einer Kurbel in gleichmässige Bewegung gesetzt. Quer über dem Teppich,



Figur 18.

Machs Versuchsaufbau zur Linearvektion

etwa 30 cm über demselben ist ein Faden ff mit dem Knoten K gespannt, der beim aufgestellten Beobachter als Ruhepunkt für das Auge dient. Folgt der Beobachter mit den Augen den Zeichnungen des im Sinne des Pfeiles bewegten Teppichs, so sieht er diesen in Bewegung, sich und die Umwelt aber ruhig. Fixirt er hingegen den Knoten , so glaubt er alsbald, mit dem ganzen Zimmer, dem Pfeile entgegen, in Bewegung zu gerathen, während er den Teppich für stillstehend hält. ... Jedes Verfolgen des Teppichs bringt den Beobachter zum Stehen, jedes Fixiren von K oder Nichtbeachten des Teppichs, wobei dessen Zeichnungen verschwimmen, setzt den Beobachter in Bewegung." (Seite 117)

Folgende Erklärung für diese Phänomene bietet Mach an:

"Bewegte Objecte üben bekanntlich einen besonderen Bewegungsreiz auf das Auge aus, ziehen die Aufmerksamkeit und den Blick auf sich. Folgt ihnen der Blick wirklich, so müssen wir nach allem bisher Besprochenem annehmen, daß die Objecte bewegt erscheinen. Soll das Auge trotz der bewegten Objecte auf die Dauer ruhig bleiben, so muss der von denselben ausgehende constante Bewegungsreiz durch einen konstanten, dem motorischen Apparat des Auges zufliessenden Innervationsstrom compensirt werden, ganz so, als wäre der ruhige, fixirte Punkt gleichmässig entgegengesetzt bewegt, und als wollte man demselben mit den Augen folgen. Tritt dies aber ein, so muss alles fixirte Unbewegte bewegt erscheinen. Dass dieser Innervationsstrom immer mit bewusster Absicht eingeleitet werde, wird kaum nothwendig sein, wenn er nur von demselben Centrum aus und auf demselben Wege verläuft, von welchen das willkürliche Fixiren ausgeht.

Um die zuvor besprochenen Erscheinungen zu beobachten, bedarf es gar keiner besonderen Vorkehrungen. Wir sind vielmehr immer von denselben umgeben. Ich schreite durch einen einfachen Willensact vorwärts. Meine Beine vollführen ihre Schwingungen, ohne dass ich mich besonders darum kümmere, und meine Augen sind fest auf das Ziel gerichtet,ohne sich von den, durch das Ausschreiten bewegten Netzhautbildern ablenken zu lassen. Mit einem

> Willensact ist alles dies eingeleitet, und dieser Willensact selbst ist die Empfindung der Vorwärtsbewegung. Derselbe Process, oder doch ein Theil desselben wird auch auftreten müssen, sollen die Augen dem Reiz einer Masse von bewegten Objecten dauernd widerstehen. Daher die Bewegungsempfindung bei den obigen Versuchen." (a.a.O. Seite 120)

Diese Beobachtungen Machs fanden den Widerspruch Crum Browns (1895), der nicht bei Fixation, sondern nur bei Augenfolgebewegungen eine Linearvektion empfand. Bevor er Machs Experimente zur Linearvektion beschreibt, schreibt er:

> "The conclusion to which the foregoing consideration seem to lead us is, that we see things fixed which are fixed in relation to our lines of glance - that is, the lines along which we look during the usually short intervalls between the jerks of the eye. This is all so clear expressed by Prof. Mach in his "Beiträge zur Analyse der Empfindungen", that one is surprised to find in the same book what seems a direct contradiction." (Note on Normal Nystagmus, S.354)

Analog zu dieser Auffassung beschreibt er seine Bewegungsempfindung beim Betrachten des fließenden Wassers unter einer Brücke:

> "My experience does not coincide with that of Prof. Mach as given in the passage last quoted. When I look over the paraphet of a bridge at the water flowing below, I see the water move and the bridge steady when my lines of glance are fixed relatively to the bridge, but I can fix points in the moving water, masses of froth, or eddies, or bits of stick; and when I do so and jerk my eyes from one portion of the moving mass to another, then my lines of glance being fixed relatively to the water, I see the water at rest and the bridge moving." (a.a.O. S.356)

Ob hierin ein Widerspruch steckt oder eventuell eine unterschiedliche Reaktionsweise der Betrachter, soll ein Thema dieser Arbeit sein.

In den Versuchen von Fischer und Kornmüller (1930) befand sich die Versuchsperson mit dem Kopf in einem Zylinder, dessen Achse vertikal stand. Innen war der Zylinder mit einem

vertikalen Streifenmuster ausgekleidet. Die CV stellte sich ein, wenn der Zylinder gedreht wurde, unabhängig davon, ob die Versuchsperson Augenfolgebewegungen ausführte oder einen Fixationspunkt fixierte. Fischer und Kornmüller korrelierten die CV mit der schnellen Phase des Nystagmus. Sie beschrieben bei geringer Nystagmusfreqenz eine ruckweise CV und bei höherer Frequenz (schnellere Trommeldrehung) ein Verschmelzen dieser Rucke zu einer gleichmäßigen CV. Durch Nachbildversuche stellten sie fest, daß die Augen auch bei Fixation eines stationären Fixationspunktes vor dem sich bewegenden Streifenmuster schnelle und langsame Bewegungen mit geringer Amplitude ausführten. Nach ihrer Interpretation sind auch hier wieder die schnellen Augenbewegungen ursächlich für die CV.

Auch Psychologen beschäftigten sich mit der Wahrnehmung von Scheinbewegungen. Karl Dunker untersuchte 1929 in seiner Arbeit "über induzierte Bewegung" die Bedingungen, unter denen Scheinbewegungen von Objekten und des eigenen Körpers wahrgenommen werden. Neben anderen Beispielen von Linear- und Circularvektionen beschreibt er dieses Beispiel von CV: Zwei gemusterte Kreisscheiben (Durchmesser 30 und 2 cm) waren in horizontaler Ebene so angeordnet, daß die kleine über der großen lag und die Scheibenmittelpunkte senkrecht übereinander lagen. Der Abstand vom Beobachter, der sich wie ein Lesender über die Scheiben beugte, betrug 15 cm, so daß dieser außer den Scheiben nur einen geringen Teil des Zimmers sehen konnte. Wurde die große Scheibe in Rotation um ihren Mittelpunkt versetzt (V = 2-4 Grad/s), so schien sich zuerst diese in Rotation und die kleine Scheibe in Gegenrotation (induzierte Bewegung) zu befinden. Manche Beobachter begannen, sich dann scheinbar um dieselbe Achse wie die Scheiben zu drehen, sie wurden von der induzierten Bewegung der kleinen Scheibe "mitgenommen" während die Rotation der großen Scheibe scheinbar langsamer wurde und manchmal sogar scheinbar aufhörte. Schwindelerscheinungen waren nicht selten.

Nach Dunker teilt der Betrachter die "Bewegungswerte" (Urteil darüber, was sich bewegt) den Objekten untereinander - und auch sich selbst in Bezug auf die Objekte - gemäß der "Lokalisiertheit" der Objekte zueinander zu. Die

Lokalisiertheit ergibt sich aus bestimmten, von Dunker aufgestellten Gesetzen, die beschreiben, was in einer bestimmten Konfiguration bewegt erscheint und was den (teilweise oder völlig) unbewegten Bezugsrahmen abgibt. Das wesentliche Gesetz besagt, daß bei Abstandsänderungen eingeschlossene Objekte bewegt erscheinen, einschließende unbewegt. So analysiert er das o.a. Experiment:

> "Wenn bei genügend starken objekt-relativen Bewegungswerten (a ist von b umschlossen) und bei Fixation des induziert bewegten Objektes a das s (Subjekt, K.B.) dank engsten Kontaktes mit a in die induzierte Bewegung hineingezogen (von a "mitgenommen") wird, dann bestehen keine subjekt-relativen Bewegungswerte mehr. s ordnet sich vielmehr den schon vorhandenen Bewegungswerten unter. b ist primäres Bezugssystem auch von s." (Seite 254)

An der Konstanzwahrnehmung des Raumes bei Blickbewegungen sind nach dieser Theorie keine zentralen Verrechnungsvorgänge beteiligt, sondern sie ergibt sich aus der "Lokalisiertheit" des Betrachters und seines "Blicksystems" zu den Bestandteilen seiner visuellen Umwelt (zu der "Dingfront" nach Wertheimer). Auch das Phänomen der scheinbaren Umweltbewegung bei passiver Bewegung des Bulbus Oculi und bei versuchter Innervation eines paretischen Augenmuskels wird in die Theorie einbezogen und damit eine auf die Phase der Augenbewegungen begrenzte zentrale Verrechnung "durch die Hintertür" eingeführt:

> "Zur Erklärung ... genügt im Prinzip die Annahme, daß willkürliche sowohl als unwillkürliche Augenbewegungen schon als bloße Innervationen zentralphysiologisch eine Abstandsänderung zwischen dem Blicksystem (und damit dem fixierten Objekt) und dem Kopfsystem bewirken." (Seite 258)

Einen ähnlichen Ansatz verfolgte J.Gibson (1950): Dunkers Versuche interpretierend konstatierte er, daß die Perzeption von Bewegung nicht immer mit dem physikalischen Stimulus, der dafür vorausgesetzt wird, korreliere. Bewegungssehen resultiere nicht allein aus der Verschiebung des Netzhautbildes relativ zur Retina, sondern sowohl aus der Perzeption von Stabilität als auch der von Bewegung. Die Stabilität der visuellen Umwelt konstituiere den Rahmen, in dem Bewegungssehen möglich werde und auf den es sich beziehe. Die Wahrnehmungskonstanz dieser

Umwelt wiederum ergibt sich nach Gibson folgendermaßen:

> "Perhaps the textural background image, whatever its relation to the anatomical retina, always tends to determine the phenomenal environment, and the more it approximates the total image the greater the stability." (S.311)

In diesem Rahmen wird für ihn das Phänomen CV erklärbar, bei dem ja auch ein großflächig stimulierter Hintergrund unbewegt erscheint und die Verschiebung des Beobachters relativ zum Hintergrund folglich als Eigenbewegung erlebt wird.

Circularvektion stellt sich auch unter Stimulationsleuchtdichten nahe des Schwellenwertes für skotopisches Sehen ein und auch mit unkorrigierten Refraktionsanomalien bzw. durch Linsen experimentell herbeigeführte Refraktionsfehlern von bis zu -16 dpt. (Leibowitz u.a.,1979). Latenzen und andere Parameter für die Deutlichkeit der CV werden hiervon nur gering berührt. Damit ist bewiesen, daß für die Auslösung der CV eine scharfe Abbildung der bewegten Umwelt auf der Netzhaut nicht erforderlich ist.

Stationäre Hintergrundreize hemmen, wie nicht anders zu erwarten, die CV in Latenz und Deutlichkeit enorm (Brandt, Wist, Dichgans, 1975). Nach Angaben der Autoren beeinflussen stationäre Vordergrundreize die CV weder positiv noch negativ. Wir fanden eine Bahnung der CV. (siehe Kap. 3.5)

Auch durch ein rotierendes Klangfeld kann Selbstrotation vorgetäuscht werden. Lackner (1977) ließ mehrere auf einen Rahmen montierte Lautsprecher um die Versuchsperson rotieren und benutzte Töne von 100 und 1000 Hz und weißes Rauschen. Die Versuchsperson erlebte hierbei kurzzeitige Selbstrotation, die teilweise von Nystagmus begleitet war. Die Dominanz des visuellen Systems über das auditive wird dadurch deutlich, daß keine Vp Selbstrotation im Hellen erlebte; diese konnte nur im Dunkeln ausgelöst werden.
Gottschalk und Grüsser (unveröffentlicht, 1979) konnten keine akustisch induzierte Vektion erzeugen. In ihren Experimenten

rotierten die Versuchspersonen mit konstanter Geschwindigkeit im Dunkeln, während ein oder zwei Lautsprecher in ca. 2 m Abstand ertönten. Die Versuchspersonen nahmen dann immer (fälschlicherweise) eine Rotation der Lautsprecher wahr und keine Eigenbewegung.

Die Bedeutung visueller Information für die Wahrnehmung von Bewegung und Stabilität des Körpers kann an der Begrenztheit des Vestibularisorgans bei der Bewerkstelligung dieser Aufgabe deutlich gemacht werden. Der Stimulus für die Bogengänge sowie für Sacculus und Utriculus ist Beschleunigung: entweder Winkelbeschleunigung oder Translationsbeschleunigung in horizontaler Ebene und gegen die Schwerkraft. Wegen der Trägheit des Cupula-Endolymph-Bogengangssystems antworten die Cupula-Rezeptoren auf kurze Beschleunigungen allerdings eher wie ein Geschwindigkeitsdetektor, der natürlich auch die Rotationsrichtung meldet (erste Integrationsstufe des Reizsignals, Guedry,1974). Bei gleichbleibender Reizgeschwindigkeit (z.B. konstante Körperdrehung um die vertikale Achse) oder nur langsamer Veränderung derselben (unter 0,1-2 Grad/s^2 Guedry 1974) kann das Vestibularisorgan weder über Geschwindigkeit noch über die Richtung des Reizes adaequate Informationen liefern, da selbst bei andauernder geringer Beschleunigung eine Adaptation eintritt und bei gleichbleibender Rotationsgeschwindigkeit die Cupulae in die Ruheposition zurückschwenken. Hier nun meldet der visuelle Eingang die Dauer, Richtung und Geschwindigkeit des Reizes.

Auch zur Stabilisierung der Körperstellung werden visuelle Informationen benötigt, sie sind allerdings nicht unabdingbar. Man kann auch mit geschlossenen Augen stehen und gehen. Allerdings sind die physiologischen Schwankungen des Körpers bei geschlossenen Augen erhöht (Brandt u.a.,1976). Besondere Bedeutung gewinnt die visuelle Information für Erkrankte mit spinaler oder cerebellärer Ataxie sowie für solche mit Labyrinthausfall, die im Romberg-Versuch ihre aufrechte Position mit geschlossenen Augen nur schwer halten können, da die propriozeptiv-vestibuläre Interaktion gestört ist.

In der Ontogenese entwickelt sich die visuell-vestibuläre Interaktion erst allmählich. Es scheint so zu sein, daß das phylogenetisch alte vestibuläre System zunächst die Kontrolle der Körperhaltung stärker bestimmt als die visuellen Signale. Die visuellen Komponenten für die Stabilisierung der Körperstellung haben für Kinder bis zu 12 Monaten kaum eine Bedeutung (Brandt u.a.,1976). Mit steigendem Alter gewinnt die visuelle Information allerdings an Bedeutung, so daß Kinder von 2 bis 5 Jahren im Experiment deutliche Standschwierigkeiten zeigten, wenn ihre visuelle Umwelt bewegt wurde. Diese Empfindlichkeit nimmt dann aber mit höherem Lebensalter wieder etwas ab.

Beim Erwachsenen hängt die Interaktion zwischen visuellem und vestibulärem System von der Reizfrequenz ab (bei sinusförmiger Rotation der Vp). Die Gewichtung der Signale des visuellen Systems ist bei niedrigen Reizfrequenzen (unter 0,5 Hz) bedeutender als die des vestibulären Systems. Bei höheren Reizfrequenzen gilt umgekehrtes (z.B. Zacharias, Young, 1981). Auch die Messung der Schwellenwerte von vestibulären Stimuli während der CV macht deutlich, daß zwischen visuellen und vestibulären Signalen keine einfache Additivität gilt (Young u.a. 1973): Wurde der Beschleunigungsreiz (vestibulärer Stimulus) in Gegenrichtung zur CV gegeben, so war sein Schwellenwert höher und die Latenzzeit bis zu seiner Entdeckung länger als für Beschleunigungsreize in gleicher Richtung wie die CV. Auch die Geschwindigkeit der CV wurde je nach Richtung des Beschleunigungsreizes unterschiedlich beeinflußt. Gegengerichtete Reize hoben die CV leicht auf, während gleichgerichtete Reize sie nur in geringem Maße verstärkten.

Die Circularvektion kann nicht von realer Eigendrehung unterschieden werden. Dies wird u.a. dadurch deutlich, daß in beiden Fällen Coriolis-Effekte auftreten können (Coriolis 1864, Schubert 1931, Brandt u.a.1971). Die Corioliskraft ist eine Trägheitskraft, die in einem rotierenden Bezugssystem auf einen Körper einwirkt, der sich in diesem Bezugssystem bewegt. Wenn während einer gleichförmigen Eigendrehung Kopfbewegungen

ausgeführt werden, kommt es durch eine Distanzverschiebung der Massepunkte von der Drehachse zur Einwirkung von Corioliskräften auf die Endolymphe der Bogengänge. Durch unterschiedliche Beschleunigungen der Endolymphe in homologen Bogengängen kommt es zu Orientierungsstörungen, Scheinkipp- und Drehempfindungen, Nystagmus und eventuell vegetativen Begleiterscheinugen wie Blutdruckabfall, Tachykardie, Schwitzen, evtl. Brechreiz oder Erbrechen.
Diese Effekte konnten auch durch Kopfbewegungen während einer CV, also ohne reale Eigendrehung, ausgelöst werden (Brandt, Wist, Dichgans, 1971). Diese sog. Pseudo-Coriolis-Effekte waren sogar auslösbar, wenn vor der Kopfbewegung die Augen geschlossen wurden (Nach-CV !). Die während optokinetischer Stimulation ausgelösten Pseudo-Coriolis-Effekte waren schwächer als die während realer Eigenrotation ausgelösten Coriolis-Effekte. Offensichtlich können sie nicht durch Corioliskräfte ausgelöst worden sein, sondern die Interferenz der CV mit vestibulären und halspropriozeptiven Afferenzen stellte die hinreichende Bedingung für das Auftreten der Pseudo-Coriolis-Effekte dar.

Lackner und Texeira (1977) kamen durch ihre Untersuchungen zu dem Schluß, daß optokinetisch ausgelöste Scheinrotation auf sensorischer Verarbeitungsebene keineswegs mit realer Eigendrehung gleichzusetzen sei. Ihre Versuchspersonen hatten während der CV-Stimulation aktive Kopfkippbewegungen in der frontalen Ebene durchzuführen, wobei im ersten Experiment die Frequenz dieser Bewegungen festgelegt war (20 Hz) und im zweiten so von den Vp variiert werden sollte, daß keine CV auftrat. Die Geschwindigkeit der optokinetischen Stimulation wurde langsam kontinuierlich gesteigert (10-80 Grad/s). Im Vergleich zu Versuchen ohne Kopfbewegungen erlebten die Vp eine schwächere CV mit vergleichsweise langer Latenzzeit (ohne Kopfbew.: 1 min, mit: 2,5 min). Auch setzte die CV erst bei höheren Stimulationsgeschwindigkeiten ein. Durch Kopfbewegungen konnte der Eintritt von Nausea hinausgezögert werden, so daß dieses Symptom bei den Versuchen mit Kopfbewegungen seltener auftrat als bei Versuchen ohne Kopfbewegungen.
Pseudo-Coriolis-Effekte traten kaum auf. Bei realer

Eigendrehung verhält es sich genau umgekehrt: Nausea tritt verstärkt bei Kopfbewegungen auf und hat nach Angabe der Autoren dann andere Symptomabstufungen als bei Pseudo-Coriolis-Effekten. Die Autoren erklären den verzögerten CV-Eintritt dadurch, daß durch konstante vestibuläre Stimulation die Bewegungswahrnehmung durch die vestibuläre Stimulation bestimmt wird, während bei optokinetischer Stimulation ohne Kopfbewegungen die visuelle Information effektiver ist als die durch die Kopfbewegung ausgelöste vestibuläre Stimulation. Die unterschiedlichen Reaktionen auf Kopfbewegungen während realer und scheinbarer Eigendrehung zeigten, daß visueller und vestibulärer Eingang nicht konvergierend die Bewegungswahrnehmung vermitteln würden, sondern eigene charakteristische Bewegungswahrnehmungen prägten.

Auch passive Kopfbewegungen um die vertikale Achse während CV-Stimulation hatten CV-suppressive Wirkung (Texeira, Lackner, 1979).

Coriolis-Effekte spielen auch in der Raumfahrt eine Rolle, wo sie vor, während und nach dem Skylab-Flug eingesetzt wurden, um die Astronauten auf Kinetosen-Anfälligkeit zu prüfen und systematisch zu desensibilisieren (Graybiel, 1980).

Nacheffekte haben eine Schlüsselrolle bei dem Versuch, die funktionellen Zusammenhänge während der CV zu verstehen. Sie können in subjektive und objektive Nacheffekte unterschieden werden (Brandt, Dichgans, 1972). Als objektiver Nacheffekt gilt der Nachnystagmus im Dunkeln. Interindividuell stark verschieden dauert er zwischen 10 - 180 s, wobei nach einer Stimulationsdauer von 30 s ein längerer Nachnystagmus gemessen wurde als nach 5 s Stimulation. Als subjektive Nacheffekte wurden eine persistierende CV und auslösbare Pseudocoriolis-Effekte gewertet. Als Dauer der subjektiven Nacheffekte werden von Brandt und Dichgans Werte um 10 s (Mittelwert) angegeben, wobei keine statistisch signifikante Abhängigkeit von der Reizdauer (5 und 30 s) und der Reizmustergeschwindigkeit (60 und 110 Grad/s) beschrieben wurde. Die Pseudo-Coriolis-Effekte konnten im Dunkeln noch

maximal 30 s nach der Stimulation ausgelöst werden, allerdings in geringer Stärke.
Nach längeren Stimulationszeiten können sowohl der optokinetische Nachnystagmus (OKAN) als auch die Nach-CV die Richtung wechseln (negative Nacheffekte) (Brandt, Dichgans, Büchele, 1974). Während die Dauer der positiven Nacheffekte bei Stimulationszeiten bis zu 1 min zunahm, nahm sie bei längeren Stimulationszeiten ab. Die positiven Nacheffekte wurden jeweils gefolgt von negativen, die mit zunehmender Stimulationsdauer (bis 15 min) länger andauerten. Hierbei spielten Augenbewegungen eine entscheidende Rolle: Bei 15-minütiger CV-Stimulation und Fixation eines stationären Fixationspunktes traten keine positiven Nacheffekte mehr auf, sondern es traten sofort eine negative Nachvektion und ein negativer OKAN auf. Wenn während der CV-Stimulation ein optokinetischer Nystagmus (OKN) durchgeführt wurde, so waren positive Nacheffekte vor den negativen zu sehen. Diese Befunde wurden mit der Annahme einer zentralen Gegenregulation erklärt, (s.a. Kornhuber 1962) deren Auswirkungen (negative Nacheffekte) den relativ kurz andauernden "optokinetischen Tonus" (s.u.) überdauerten.

Dieser "optokinetische Tonus" wurde in einem anderen Experiment deutlich (Brandt, Dichgans, 1972): Wenn während der CV-Stimulation ein OKN in gleicher Richtung (schnelle Phase) wie die CV-Stimulation durchgeführt wurde (ambivalente Stimulation), so blieb der hierbei sehr schwache Nachnystagmus in derselben Richtung wie während der Stimulation, so daß während und nach der Stimulation eine sog. Dissoziation von CV und Nystagmus eintrat. Der OKAN wurde dann nicht von der Stimulationsrichtung im peripheren Gesichtsfeld bestimmt sondern entstand als Nacheffekt der Augenbewegungen (pursuit-Nachnystagmus, s.a, Muratore u. Zee, 1979) durch den sog."optokinetischen Tonus".
In diesen Versuchen mit ambivalenter Stimulation dienten die zentralen 30 Grad des Gesichtsfeldes zur Auslösung des OKN. Wenn während ambivalenter Stimulation ein stationärer Fixationspunkt fixiert wurde, entsprach der OKAN (langs. Phase) der Stimulationsrichtung im peripheren Gesichtsfeld.

Die o.a. Erklärungsversuche von Fischer und Kornmüller, die das Entstehen und die Richtung der CV durch die schnelle

Nystagmusphase bestimmt sahen, werden durch den Befund der Dissoziation von CV und Nystagmus bei ambivalenter Stimulation widerlegt.

Der Nachnystagmus kann also aus zwei Quellen gespeist werden: Retinale Bildverschiebung während der Stimulation speist die eine (optokinetischer Nachnystagmus) (s.a. velocity storage-Mechanismus, Raphan et al., 1979), und der optokinetische Tonus, aufgebaut vom Nystagmus während der Stimulation, stellt die andere dar (pursuit-Nachnystagmus).

In den Versuchen von Schor et al.(1984) wurden die Unterschiede zwischen OKN und pursuit-Nystagmus sowie deren unterschiedliche Beziehung zur CV herausgearbeitet. Als Kriterium für das Vorliegen eines OKN wurde das Auftreten eines OKAN genommen. Bei stroboskopischer Beleuchtung (Frequenz 5-60 Hz) eines Streifenmusters (1,2 Grad Streifen, 20 Grad Abstand) in einer sich drehenden optokinetischen Trommel (Rot.geschw.:20,40,60 Grad/s) fanden die Autoren, daß pursuit-Augenbewegungen mit gain = 0,61 noch möglich waren bei so niedrigen Blitzfrequenzen, die für das Auslösen eines OKAN und die Wahrnehmung einer CV zu gering waren. Die unteren Grenzwerte der Blitzfrequenz waren für OKN-Auslösung und Auslösung einer CV gleich. Wie die CV wird auch der OKN durch großflächige Stimulation der peripheren Retina ausgelöst, wobei ein OKAN auch dann provoziert wird, wenn während der Stimulation die Augen einen stationären Fixationspunkt fixieren.

Unterschiede zwischen OKN und pursuit-Augenbewegungen werden auch durch unterschiedliche Nacheffekte deutlich: deutlicher optokinetischer Nachnystagmus nach optokinetischer Stimulation (physiologische Funktion: Kompensation des vestibulären postrotatorischen Nystagmus), und keine oder minimale Nacheffekte nach pursuit-Augenbewegungen (pursuit-afternystagmus, Muratore und Zee, 1979).
Auf der Suche nach anatomischen Substraten für diese Befunde fand sich nach Flocculusläsionen des Affen ein Verlust des pursuit-Nystagmus bei Persistenz des OKN (Zee u.a., 1978).
In klinischen Befunden zeigten Patienten mit Läsionen des

Flocculus (auch als Vestibulocerebellum bezeichnet) stärkere Einschränkungen beim pursuit-Nystagmus als beim OKN (Zee, 1980). Ihr OKN setzte mit langsam steigender Geschwindigkeit ein und ähnelte damit dem OKN von Tieren ohne Fovea und pursuit-System.

Einen Adaptationsvorgang im Zusammenhang mit der CV beschrieben Oman, Bock und Jen-Kuang Huang (1980). Die Versuchspersonen trugen für 1 - 3 Stunden Umkehrbrillen, die die Richtung horizontaler Bewegungen für die Betrachter umkehrten. Nach Absetzen der Brillen wurden die Versuchspersonen einer CV-Stimulation ausgesetzt. Nun erlebten sie eine CV in Richtung des bewegten Musters, also entgegengesetzt zur normalerweise wahrgenommenen Richtung.

Die CV bei unterschiedlichen Beschleunigungen des visuellen Stimulus untersuchten Melcher und Henn (1981). Sie verglichen Latenzen und Geschwindigkeiten der Eigendrehung der VP bei a) optokinetischer Stimulation, b) Rotation im Dunkeln und c) kombinierter visuell-vestibulärer Stimulation (Rotation im Hellen).
Latenzzeiten bis zum Eintritt der CV waren bei Beschleunigungswerten unter 10 Grad/s^2 zwischen 9,7s bei 0,1 Grad/s^2 und 1,4s bei 10 Grad/s^2. Bei Beschleunigungen unter 5 Grad/s^2 wurde vor Eintritt der CV keine Trommelbewegung wahrgenommen, d.h. die Trommelbewegung wurde sofort als Eigendrehung wahrgenommen. Bei Beschleunigungswerten von 10 Grad/s^2 bis 100 Grad/s^2 wurden wieder etwas längere Latenzzeiten (2s bei 100 Grad/s^2) gemessen. In den Versuchen mit ausschließlich vestibulärer Stimulation (Rotationsbeschleunigung im Dunkeln) zeigten sich im Bereich unter 10 Grad/s^2 deutlich längere Latenzzeiten für das Auftreten eines Drehgefühls (z.B. 6,9s bei 1 Grad/s^2), während größere Beschleunigungswerte kürzere Latenzzeiten als bei optokinetischer Stimulation ergaben. Die kombinierte Stimulation ergab in jedem Fall die kürzesten Latenzzeiten.
Die von den VP angegebenen Rotationsgeschwindigkeiten entsprachen nur unter diesen Stimulationsbedingungen der

Stimulationsgeschwindigkeit. Bei ausschließlich optokinetischer Stimulation entsprach die geschätzte Geschwindigkeit nur bis 30 Grad/s^2 und bei vestibulärer Stimulation erst ab ca. 30 Grad/s^2 der Stimulationsgeschwindigkeit.
Melcher und Henn sahen diese Befunde in Übereinstimmung mit tierexperimentellen Befunden (Waespe, Henn, 1979): Dort wurde die Entladungsrate von Neuronen des Nc. vestibularis beim Affen unter den oben beschriebenen Stimulationsbedingungen untersucht und korrelierende Ergebnisse gefunden.

Analog zur Circularvektion gibt es die Linearvektion (LV), bei der dem stationären Beobachter durch entsprechende optische Stimulation der Eindruck einer horizontalen oder auch vertikalen Eigenbewegung vermittelt wird. Beobachtungen im Flugsimulator, in dem die Stimulation parallaktische Verschiebungen enthielt, zeigten, daß eine Linearvektion fast latenzzeitlos auftrat (unter 0,2 s)(Grüsser,1984,unpubliziert). Andere Autoren (Berthoz u.a., 1975) ermittelten Latenzzeiten analog zu denen bei CV. Die o.a. Autoren fanden im untersuchten Geschwindigkeitsbereich der visuellen Stimulation (0,1 - 1 m/s) Latenzen zwischen 1,2 - 1,5 s, wobei keine Abhängigkeit von der Geschwindigkeit der Stimulation bestand. Der Schwellenwert für den Eintritt der LV in Bezug auf die Stimulationsgeschwindigkeit war geringer bei rückwärts gerichteter LV als bei vorwärts gerichteter LV. Bei zusätzlicher vestibulärer Stimulation zeigte sich bei einander widersprechenden Stimulationsrichtungen eine Dominanz des visuellen Eingangs. Diese im Vergleich zur CV überraschenden Ergebnisse könnten durch den Versuchsaufbau oder aber durch unterschiedliche Reaktionsweisen von Cupulae und Otolithen erklärt werden. Nacheffekte traten nach LV in weit geringerem Maße als nach CV auf.

1.3. Fragestellung

Die vorliegende Arbeit untersucht die horizontale Circularvektion des Menschen in Abhängigkeit von:

- verschiedenen Stimulationsgeschwindigkeiten
- verschiedenen Augenbewegungen
- zusätzlichen stationären Reizen

2. Methodik

2.1. Beschreibung des Versuchsaufbaus

Die Versuchsapparatur bestand aus einem 197 cm hohen vertikalen Zylinder mit einem Durchmesser von 280 cm. Dessen innere Wand war matt-weiß gestrichen und diente als Projektionsfläche. Die Versuchsperson saß in der Mitte des Zylinders. Über dem Kopf der Versuchsperson, in der Achse des Zylinders, befand sich eine Projektionsapparatur, mit der Lichtpunkte auf die Innenfläche des Zylinders projiziert werden konnten (Abb.2). Diese Apparatur bestand aus einer Messingkugel (10 cm Durchmesser), deren Wand Hunderte zufällig verteilter Bohrungen von 1 mm Durchmesser aufwies. Die Glühlampe in der Mitte der Kugel projizierte durch diese Löcher die Wendel der Glühlampe im Durchmesser von 10 cm auf die Projektionsfläche. Diese Projektionen bedeckten etwa 10% der Innenfläche des Zylinders. Wenn die Kugel durch einen Elektromotor gedreht wurde, bewegte sich das Punktmuster horizontal auf der Innenfläche des Zylinders und stelle den CV-auslösenden Stimulus dar. Die Geschwindigkeit der Kugel und somit des Punktmusters konnte mittels eines Getriebes fast verzögerungsfrei (Umschaltvorgang kürzer als 0,1 s) auf folgende 7 Stufen geschaltet werden: 1,8; 3,6; 7,2; 18; 36; 72, 180 Grad/s. In Augenhöhe der Versuchsperson war auf der Projektionsflache eine Leuchtdiode als Fixationsmarke angebracht. Während der Versuche war die Raumbeleuchtung ausgeschaltet, so daß die Versuchsperson nur die bewegten Muster sah.
Durch eine Sichtblende, die von den Schultern der Versuchsperson bis zu den Knien reichte, wurde die Sicht auf den eigenen Körper genommen. Der Kopf wurde durch eine Kinnstütze sowie an der Stirn und am Hinterkopf fixiert (siehe Abb.2).

Um unabhängig von dem Reizmuster Augenbewegungen verschiedener Geschwindigkeiten zu erzeugen, wurde ein ca. 4 mm großer Lichtpunkt mittels eines Laserstrahls auf die Innenseite des Zylinders projiziert. Diese Projektion erfolgte über ein Drehspiegelsystem (Abb.2), wobei der das Spiegelsystem antreibende Motor stufenlos regelbar war. So kam eine horizontale Fixationspunktbewegung zustande, die mit

konstanter Winkelgeschwindigkeit nach links oder rechts ging und mit unendlich großer Geschwindigkeit in die andere Richtung "zurückkippte". Verfolgte die Versuchsperson diesen Lichtpunkt, so kam ein optokinetischer Blicknystagmus zustande.

Die Augenbewegungen der Versuchsperson wurden mit der von Jung 1953 beschriebenen Methode der Elektronystagmographie abgeleitet (s.a. Mackensen u. Harder, 1954). Es wurden DC-Verstärker und ein Papieroszillograph (modifizierter Siemens-Cardirex) bzw. ein Tektronix-Oszillograph verwendet. Die Verstärkersysteme waren durch Filter auf einen Frequenzbereich zwischen 0 und 100 Hz beschränkt. Die Versuchsperson war von der Registrierapparatur elektrisch durch einen Optokoppler getrennt.

Durch ein mit der Messingkugel gekoppeltes Drehpotentiometer wurde die Geschwindigkeit der Stimulation gemessen und ebenfalls auf dem Papieroszillographen aufgezeichnet.

Die Geschwindigkeit und Richtung der CV gab die Versuchsperson mit einem Schieber an, der von Hand auf einer halbkreisförmigen Schiene (Radius 57 cm) vor der Versuchsperson bewegt werden konnte. Die Mittelposition des Schiebers war durch eine Kerbe in der Schiene deutlich spürbar. Von der Versuchsperson in Mittelposition gestellt (Eichungswert), bedeutete er: "keine CV". Wenn die Versuchsperson sich gedreht fühlte, schob sie den Schieber in die entsprechende Richtung, wobei die Amplitude dieses Ausschlags der Höhe der empfundenen Geschwindigkeit entsprechen sollte. Es wurde dabei kein Maximalausschlag vorgegeben, sondern die Versuchsperson wurde aufgefordert, den Schieber in der erreichten Position stehen zu lassen, wenn die Geschwindigkeit der CV nicht mehr zunahm. Der Schieberausschlag wurde mittels eines Potentiometers gemessen, auf dem Papieroszillographen aufgezeichnet und konnte auch nach Analog-Frequenzwandlung gemessen und in Digitalwerten alle 2 Sekunden von einem Drucker ausgedruckt werden.

Vor dem eigentlichen Versuchsbeginn hatten die Versuchspersonen Gelegenheit, das Phänomen der CV kennenzulernen und den Gebrauch des Schiebers zu üben.

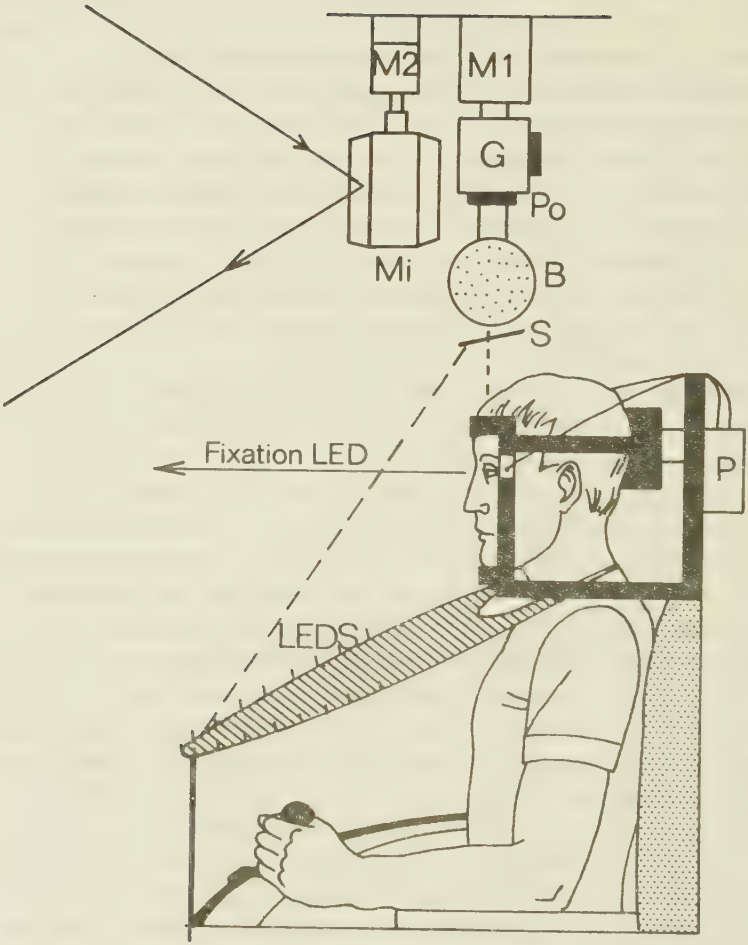


Abb. 2: Aufbau der Versuchsapparatur. M1, G, Po: Motor, Getriebe und Potentiometer der Projektionsapparatur, B: Projektionskugel, S: Blende, M2, Mi: Motor und Spiegel für beweglichen Fixationspunkt, P: EOG-Vor--verstärker, LEDS: stationäre Leuchtdioden.

2.2. Versuchpersonen

Als Versuchspersonen hatten sich 40 Studenten beiderlei Geschlechts im Alter von 20 bis 28 Jahren unentgeltlich zur Verfügung gestellt. Bei keiner Versuchsperson war eine das Gleichgewichtssystem beeinträchtigende Erkrankung bekannt. Manche Versuchspersonen absolvierten einen, manche mehrere Versuche.

3. Ergebnisse

3.1 Geschwindigkeitsschätzung

3.1.1. Versuchsablauf

6 Versuchspersonen wurde das visuelle Reizmuster mit 4 verschiedenen Stimulationsgeschwindigkeiten (7,2; 18; 36; 72 Grad/s) je 4 mal rechts und 4 mal links jeweils 30 s lang angeboten. Die Reihenfolge der Stimulationsgeschwindigkeiten war zufällig. Die Versuchsperson fixierte eine an der Projektionswand angebrachte Leuchtdiode während der Stimulation. Zwischen den einzelnen Versuchen lagen Pausen von 3 Minuten. Die Vp wurde aufgefordert, die Geschwindigkeit der CV mit dem Handschieber anzuzeigen. Registriert wurde der Ausschlag des Schiebers, ein Kontroll-EOG und die Stimulationsgeschwindigkeit.

3.1.2. Ergebnisse

Alle Vp berichteten während der Stimulation über eine CV, die nach einer Latenzzeit T_L eintrat. Die Geschwindigkeit der CV wurde langsam größer, bis sie nach 10 - 20 s ein Plateau erreichte und gleich blieb. Die nach jeweils 30 Sekunden Stimulation erreichte CV-Geschwindigkeit, sowohl für rechts- als auch für links-Stimulation, wurde für jede Vp und Stimulationsgeschwindigkeit gemittelt und in Prozentwerte umgerechnet, wobei der bei einer Stimulationsgeschwindigkeit

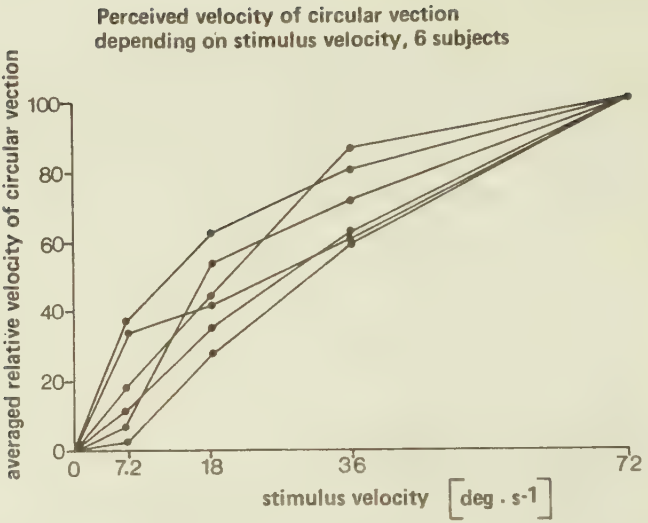


Abb. 3: Geschätze Geschwindigkeit der CV in Abhängigkeit von Stimulus-Geschwindigkeit. 6 Versuchspersonen. Abszisse: Stimulusgeschwindigkeit in Grad/s Ordinate: Geschätzte Geschwindigkeit, subj. Einh.

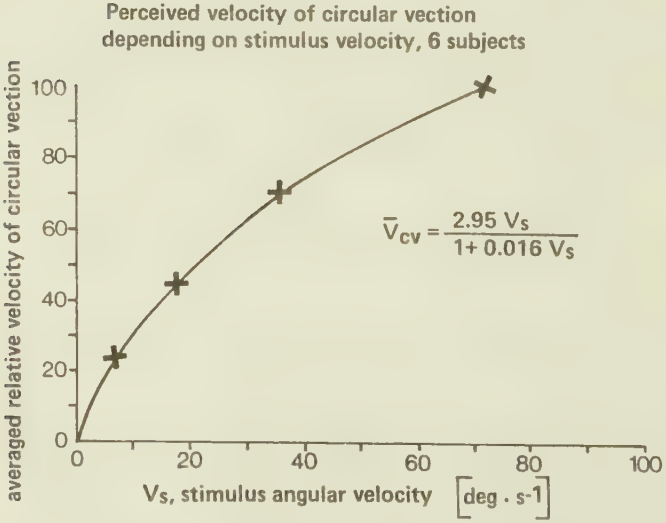


Abb. 4: Wie Abb. 3, gemittelte Werte von 6 Versuchspersonen.

von 72 Grad/s erreichte Wert als 100 Prozent gesetzt wurde (Abb.3). Diese Werte wurden gemittelt (Abb.4). Die Geschwindigkeit der CV läßt sich als nicht-lineare Funktion der Stimulusgeschwindigkeit ausdrücken. Es wurde für die Abhängigkeit von V_{cv} von V_s eine passende Funktion gefunden:

$$V_{cv} = \frac{aV_s}{1 + KV_s} \quad \text{[relative Einheiten]}$$

wobei $a = 2{,}95$ und $K = 0{,}016$

3.2 Sprungförmige Änderung der Stimulationsgeschwindigkeit

3.2.1 Versuchsablauf

Es wurden 12 Versuche mit ebensovielen Vp durchgeführt, die folgendermaßen abliefen: Die Versuchsperson wurde aufgefordert, während der Versuchsdauer das Fixationslicht zu fixieren und die Geschwindigkeit und Richtung der CV mit dem Handschieber anzugeben. Die Geschwindigkeit der Stimulation betrug im Wechsel ohne Pause jeweils 30 s lang 36 Grad/s und 30 s lang 18 Grad/s. Jede Geschwindigkeit wurde 6 mal angeboten, so daß ein Versuch 6 Minuten dauerte. Das Umschalten der Geschwindigkeit erfolgte innerhalb von weniger als 0,1 s. Zur Auswertung wurden die zeitlich einander entsprechenden ausgedruckten Werte der V_{cv} gemittelt und zu einem Diagramm pro Versuchsperson zusammengefasst (Beispiel Abb.5). Die gemittelten Werte sämtlicher Vp zeigt die Abb.6.

3.2.2 Ergebnisse

Bei allen Versuchen erreichte die V_{cv} in den ersten Phasen (V_s = 36 Grad/s) ein Plateau, fiel nach dem negativen

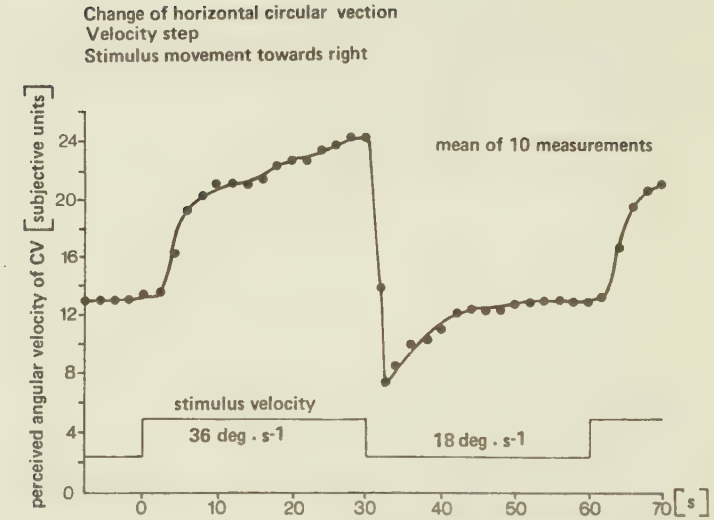


Abb. 5: CV-Geschwindigkeit bei sprungweiser Veränderung der Stimulus-Geschwindigkeit. 10 gemittelte Messungen von einer Versuchsperson.
Abszisse: Geschätzte Geschwindigkeit, subj. Einh.
Ordinate: Zeit.

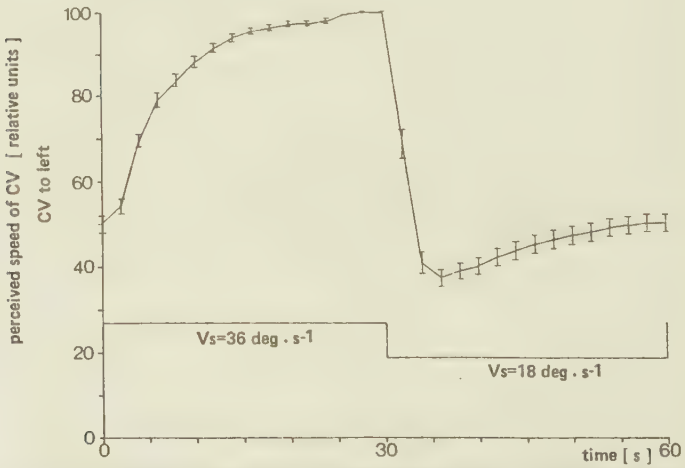


Abb. 6: CV-Geschwindigkeit bei sprunghafter Veränderung der Stimulus-Geschwindigkeit. Gemittelte und normalisierte Werte von 12 Versuchspersonen. Fehler des Mittelwertes.

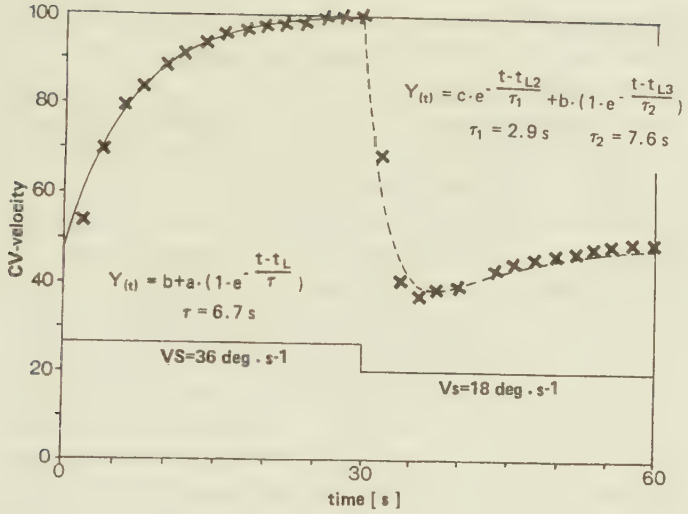


Abb. 7: Wie Abb.6. x=experimentell gefundene Werte. durchgezogene Kurve: Math. Modell des Anstiegs der CV-Geschwindigkeit. Unterbrochene Kurve: Modell des Abfalls der CV-Geschwindigkeit.

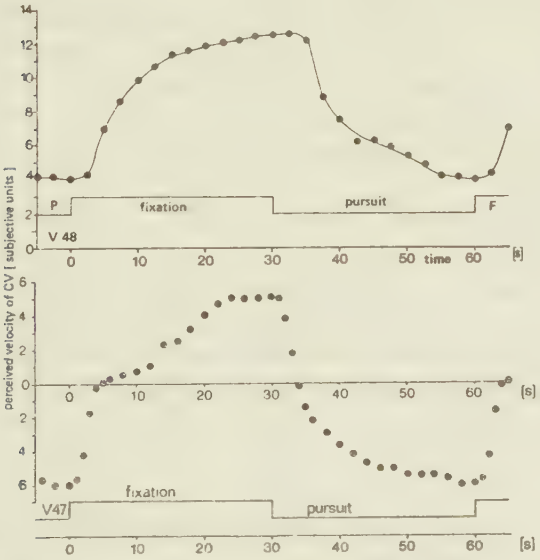


Abb. 8: CV-Geschwindigkeit beim Übergang von Fixation zu OKN. Zwei Beispiele von zwei Versuchspersonen. Im unteren Beispiel Richtungsumkehr der CV nach Übergang von Fixation zu OKN. Mittelwerte von 6 Messungen.

Geschwindigkeitssprung rasch ab und stellte sich auf ein neues Plateau ein. Bei keiner Versuchsperson trat eine Richtungsumkehr der CV ein.

Das Verhältnis der V_{cv} am Ende der zweiten Phase zur V_{cv} am Ende der ersten Phase findet sich in Tab.1. Es schwankte um den Mittelwert 0,52.
Um die Zu- und Abnahme der V_{cv} zu beschreiben, wurden die Zeitkonstanten des Anstiegs der V_{cv} während der ersten Phase (τ Anstieg, Tab.1), sowie des Abfalls und des folgenden Anstiegs in der zweiten Phase (τ Abfall, τ Anstieg 2) berechnet. Die gemittelten Werte der Gesamtgruppe finden sich in Abb.6. Setzt man die Zeitkonstanten miteinander ins Verhältnis, (Tab.1) so wird deutlich, daß die Abnahme der V_{cv} nach Abwärtsschritt der Stimulationsgeschwindigkeit in jedem Fall schneller erfolgte als die Zunahme nach Aufwärtsschritt der Stimulationsgeschwindigkeit. Im Mittel erfolgte die Abnahme doppelt so schnell wie die Zunahme. Nach der sprunghaften Abnahme der V_{cv} in der zweiten Phase (V_s = 18 Grad/s) stieg sie z.T. wieder beträchtlich an, um ein neues Plateau zu erreichen. Die Differenz der V_{cv} am Ende dieses Plateaus (60ste Sek.) und der geringsten V_{cv} in der zweiten Phase wurde als Unterschuß bezeichnet und auch in Beziehung gesetzt zur jeweiligen Plateaudifferenz (Tab.1). Es fanden sich interindividuell unterschiedliche Werte, die im Mittel 35,3% betrugen.

Das beschriebene Verhalten der V_{cv} konnte in zwei verschiedenen Gleichungen als Funktion der Zeit ausgedrückt werden (Abb.7). Der Anstieg wurde als e-Funktion mit der Zeitkonstante 6,7s modelliert, während das Verhalten der V_{cv} in der zweiten Phase als Summe zweier e-Funktionen mit verschiedenen Vorzeichen und Zeitkonstanten beschrieben wurde (unterbrochene Linie).

3.3 CV bei Fixation und optokinetischem Nystagmus

3.3.1 Versuchsablauf

Es wurde die wahrgenommene Geschwindigkeit der CV bei Fixation eines stationären Fixationspunktes im Vergleich zur V_{cv} bei

Versuch Nr.	Plateau Differenz D (rel. Einheiten)	Plateau 2 / Plateau 1	τ Anstieg	τ Abfall	τ Anstieg 2	τ Anstieg 1 / τ Abfall	Unterschuß (rel. Einheiten)	Unterschuß % von D	negative CV
1	10,6	0,36	10,0s	3,3s	11,6s	3,03	2,6	24,5	0
2	5,8	0,54	4,4s	3,5s	6,7s	1,25	1,2	20,6	0
3	5,2	0,74	5,3s	2,4s	9,3s	2,2	0	0	0
4	2	0,66	5,2s	3,1s	8,1s	1,67	1,6	80	0
5	12,6	0,26	5,3s	2,9s	9,8s	1,82	1,5	11,8	0
6	9	0,53	4,8s	2,3s	4,0s	2,08	0,5	5	0
7	3,5	0,8	7,2s	0,6s	11,0s	10,74	0	0	0
8	4	0,53	10,0s	4,5s	7,8s	2,22	4	100	0
9	11	0,3	7,6s	1,0s	2,7s	7,6	0,4	3,6	0
10	8,8	0,53	6,0s	5,0s	9,6s	1,2	1,8	20,4	0
11	3,4	0,55	8,0s	4,3s	14,8s	1,86	1,8	52,9	0
12	8,3	0,5	6,1s	1,9s	8,6s	3,21	0	0	0

Tabelle 1

CV-Geschwindigkeit bei sprungförmiger Änderung der Stimulationsgeschwindigkeit.

Versuch Nr.	Plateau Differenz D (rel. Einheiten)	Plateau 2 / Plateau 1	τ Anstieg	τ Abfall	τ Anstieg / τ Abfall	Unterschuß (rel. Einheiten)	Unterschuß % von D	negative CV
1	1,36	0,75	6,8s	1,3s	5,23	0	0	0
2	8,6	0,33	5,8s	5,5s	1,05	0	0	0
3	1,75	0,88	7,3s	2,0s	3,75	0	0	0
4	3,3	0,73	6,1s	4,8s	1,27	1,7	51	0
5	11	-1,2	8,8s	5,2s	1,69	0	0	+
6	2,8	-0,55	10,0s	7,6s	1,3	0,8	30	+
7	36	-0,5	6,8s	10,0s	0,68	0	0	+
8	24	-0,4	2,8s	3,6s	0,77	0	0	+
9	27	-1,4	3,6s	5,4s	0,66	0	0	+
10	12,3	-0,75	4,4s	2,1s	2,09	0	0	+
11	14,4	-0,27	8,4s	8,3s	1,01	0	0	+

Tabelle 2

CV-Geschwindigkeit bei Fixation - optokinet. Nystagmus.

optokinetischem Nystagmus untersucht, wobei die Geschwindigkeit der CV-Stimulation konstant blieb (36 Grad/s). Während der Versuche, die jeweils 6 Minuten dauerten, wurde das stationäre Fixationslicht im 30 Sekunden-Rhythmus an- bzw. ausgeschaltet. Das eingeschaltete Fixationslicht sollte von der Vp fixiert werden. Sobald das Licht ausging, fixierte die Vp einen willkürlich ausgesuchten Lichtpunkt des bewegten Musters und verfolgte diesen, solange sie ihn sehen konnte. Dann wurde nach einer Rückstellsaccade ein anderer Lichtpunkt fixiert. Diese Augenbewegungen können als optokinetischer Nystagmus (OKN) mit hohem Aufmerksamkeitsgrad (Schaunystagmus, Ter Braak 1936) bezeichnet werden.
An diesen Versuchen nahmen 11 Versuchspersonen teil.

Registriert wurden die Augenbewegungen, der Ausschlag des Schiebers, die Geschwindigkeit der Stimulation und der Zustand des Fixationslämpchens.
Zur Auswertung wurden die zeitlich einander entsprechenden Werte der V_{cv} der einzelnen Versuchspersonen gemittelt, so daß von jeder Versuchsperson eine Kurve resultierte (Abb.8) Diese Werte der 11 Vp wurden wiederum gemittelt, so daß eine Gesamtkurve resultierte (Abb.9).

3.3.2 Ergebnisse

Die Versuchspersonen reagierten interindividuell stark unterschiedlich. Bei allen erfolgte beim Übergang von der Fixation zum OKN eine Reduktion der CV-Geschwindigkeit, bei 7 Vp erfolgte eine Umkehr der Richtung der CV (Beispiele Abb.8). Nach 30 s Fixation bzw. OKN hatte die V_{cv} jeweils ein neues Plateau erreicht. Zum Vergleich der V_{cv} in den beiden beschriebenen Phasen wurde die Plateaudifferenz gebildet (Differenz der V_{cv} am Ende der Fixations- und OKN-Phase) und der Quotient aus den beiden Geschwindigkeiten gebildet (Tab.2). Die Geschwindigkeit der CV nahm in den Versuchen 1-4 bei Augenbewegungen deutlich ab und betrug im Durchschnitt dieser Versuche 67% des bei Fixation erreichten Wertes. In den Versuchen 5-11 zeigte sich eine Umkehr der Richtung der CV nach dem Übergang zum OKN. Die empfundene Geschwindigkeit war in 2 Fällen sogar größer als bei Fixation.

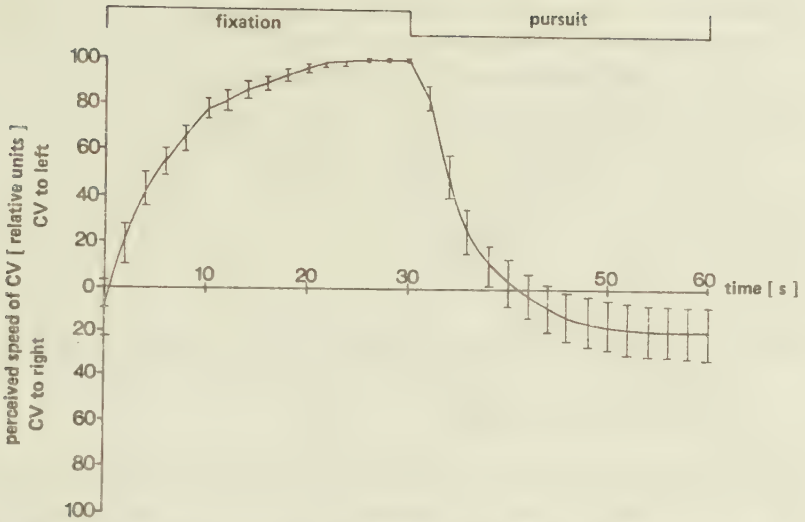


Abb. 9: CV-Geschwindigkeit beim Übergang von Fixation zu OKN. Gemittelte und normalisierte Werte von 11 Versuchspersonen. Fehler des Mittelwertes.

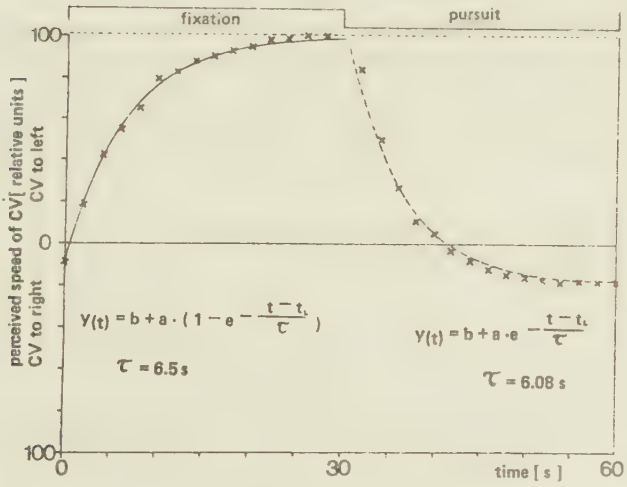


Abb. 10: CV-Geschwindigkeit beim Übergang von Fixation zu OKN. × =experimentell gefundene Werte. Durchgezogene und durchbrochene Linie: Math. Modelle.

Die Steilheit des Anstiegs und des Abfalls der V_{cv} wurden durch die Zeitkonstanten (τ Anstieg, τ Abfall, Tab.2) charakterisiert. Die gemittelten Werte für alle Vp finden sich in Abb.9. Die Zeitkonstanten wurden miteinander in Beziehung gesetzt (Tab.2). Dabei wurde deutlich, daß Anstieg und Abfall der V_{cv} mit annähernd gleicher Geschwindigkeit erfolgten.

Mathematische Modelle der gemittelten V_{cv} aller Vp in Abhängikkeit von der Zeit zeigt Abb.10. Es fanden sich zwei e-Funktionen mit entgegengesetzten Vorzeichen und ähnlichen Zeitkonstanten.

3.4 Augenfolgebewegungen unabhängig vom optokinetischen Reiz

3.4.1 Versuchsbeschreibung

Durch die Projektion eines horizontal bewegten Fixationspunktes auf die Innenseite des Zylinders konnte ein optokinetischer Blicknystagmus mit variabler Geschwindigkeit und Richtung induziert werden (siehe 2.1). Hierdurch wurde die Geschwindigkeit der retinalen Verschiebung des CV-Stimulationsmusters beeinflußbar.

Es wurden 2 Versuchsserien durchgeführt: die erste mit 7, die zweite mit 9 Versuchspersonen. Die Geschwindigkeit des optokinetischen Feldes betrug während der Versuche 36 Grad/s nach rechts. Jede Versuchsperson absolvierte 6 der nachfolgend beschriebenen Versuchsdurchgänge:

Versuchsdurchgang der ersten Versuchsserie:
(BLN = Blicknystagmus)

30 s Fixation des stationären Punktes
30 s BLN, langs. Phase 18 Grad/s, rechts
30 s Fixation des stationären Punktes
30 s BLN, langs. Phase 72 Grad/s, rechts
30 s Fixation des stationären Punktes
30 s BLN, langs. Phase 18 Grad/s, links

Versuchsdurchgang der zweiten Versuchsserie:

30 s Fixation des stationären Punktes
45 s BLN, langs. Phase 18 Grad/s, rechts
45 s BLN, langs. Phase 72 Grad/s, rechts
30 s Fixation des stationären Fixationspunktes
45 s BLN, langs. Phase 18 Grad/s, links

Die 6 bzw. 5 Phasen eines Versuchsdurchgangs liefen nacheinander ohne Pause ab. So konnte direkt der Vergleich der V_{cv} zweier aufeinanderfolgender Phasen vorgenommen werden. Die Dauer der Phasen in der zweiten Versuchsserie wurde um die Hälfte verlängert, um den Versuchspersonen längere Zeit zur Beurteilung ihrer Eigendrehung zu geben. In der zweiten Versuchsserie war der direkte Vergleich der V_{cv} bei Augenfolgebewegungen mit V=18 und 72 Grad/s möglich.

3.4.2 Ergebnisse

Die Abb.11 zeigt die Originalaufzeichnung eines Versuchsdurchgangs der ersten Serie. Die Werte der V_{cv} von den 6 Versuchsdurchgängen der Versuchspersonen wurden gemittelt (Abb.12). Die am Ende der einzelnen Phasen erreichten Geschwindigkeiten der CV wurden untereinander durch Verhältnisbildung verglichen; hierzu wurden die gemittelten Werte jeder Vp benutzt (siehe Tab.3 für die erste Versuchsserie, Tab.4 für zweite Serie). In den Spalten finden sich die Quotienten der V_{cv} am Ende der Phasen, die im Tabellenkopf durch die zugehörigen Augenbewegungen charakterisiert werden. Ist der Bezugswert die V_{cv} am Ende der Fixationsphase, so ist damit immer die der entsprechenden Augenbewegungsphase vorangehende Fixationsphase gemeint. Da die von den Versuchspersonen angegebenen Werte in den verschiedenen Fixationsphasen intraindividuell z.T. verschieden sind, sind diese Werte in der letzten Spalte aufgeführt.

Obwohl die Versuchspersonen nicht einheitlich reagierten, sind dennoch deutliche Tendenzen zu erkennen:
Bei 4 Vp kam konstant eine Richtungsumkehr der CV vor, wenn die

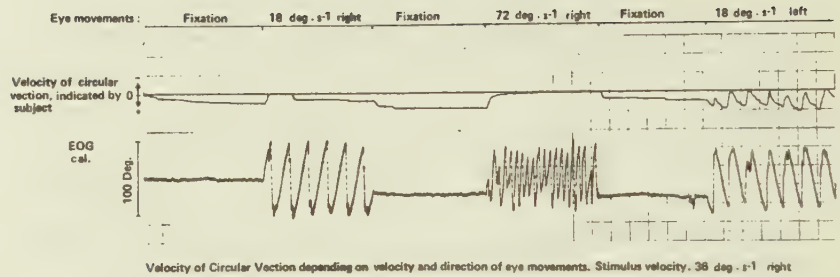


Abb. 11: CV-Geschwindigkeit während verschiedener Augenbewegungen. Originalaufzeichnung eines Versuchsdurchgangs. Obere beiden Linien: Nullpositon und aktuelle Stellung des Handschiebers. Unten: Elektrooculogramm.

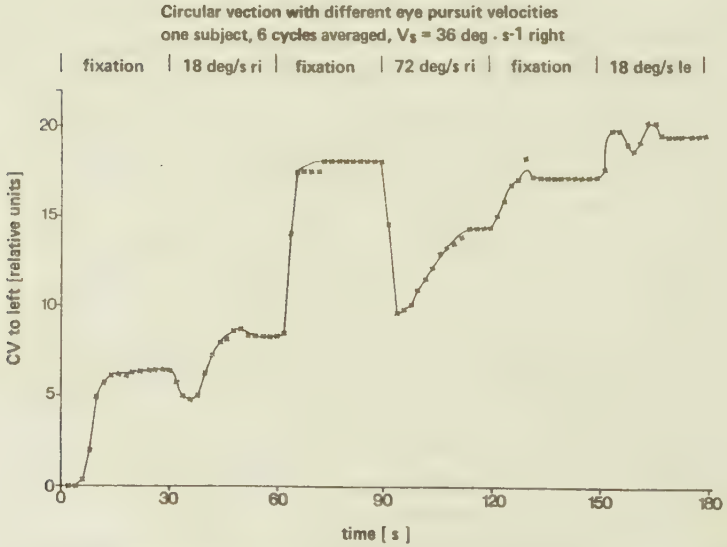


Abb. 12: CV-Geschwindigkeit während verschiedener Augenbewegungen. Gemittelte Werte von 6 Versuchsdurchgängen einer Versuchsperson.

Versuch Nr.	18 Grad/s re Fixation	72 Grad/s re Fixation	18 Grad/s re 72 Grad/s re	18 Grad/s li Fixation	V_{CV} in Fixations-phasen (rel. Einheiten)	Reaktionstyp
61	0 CV	0 CV	-	1,59	11,8/12,8/11,8	A
62	-0,67	-0,76	0,77	1,35	12,2/13,9/15,3	B
63	1,3	0,68	0,72	1,22	3,9/ 8,4/ 8,2	A
65	-0,4	-0,39	1,07	1,56	6 / 5,6/ 6,3	B
66	-0,2	-0,49	0,49	1,6	13,7/11,9/12,6	B
67	0,6	0,12	3,32	1,48	6,1/ 8,9/ 7,4	A
68	1,29	0,79	0,58	1,13	6,4/18,6/17,4	A

Tabelle 3

CV-Geschwindigkeit bei verschiedenen Blicknystagmus-Geschwindigkeiten. Erklärungen siehe Text.

Versuch Nr.	18 Grad/s re Fixation	18 Grad/s re 72 Grad/s re	72 Grad/s re Fixation	18 Grad/s li Fixation	V_{cy} in Fixations-phasen (rel. Einheiten)	Reaktionstyp
58	0,81	1,26	0,6	1,46	12,5/15	A
51	1,76	1,8	0,58	1,35	18,5/31,5	A
52	0,4	0,48	0,59	1,42	17,5/24,5	A
59	0,61	1,66	0,34	1,49	25 /27	A
60	0,68	0,43	0,69	1,17	14 /31,8	A
53	0,59	8,2	0,08	1,92	13,8/12,5	A
54	-1,05	1,8	-0,5	1,31	19 /19,8	B
50	0,27	1,36	0,25	1,92	26 /18,4	A
56	0,62	0,48	0,45	1,32	14,3/30	A

Tabelle 4

CV-Geschwindigkeit bei verschiedenen Blicknystagmus-Geschwindigkeiten. Erklärung siehe Text.

langsame Nystagmusphase rechtsgerichtet war (Reaktionstyp A, alle anderen Vp Reaktionstyp B).
Ein Blicknystagmus mit V=18 Grad/s nach rechts (gemeint ist hier und im folgenden die langsame Phase des Nystagmus) führte in nur 3 Fällen zu höherer V_{cv} als bei Fixation, bei den 13 anderen Versuchspersonen kam es während dieser Augenbewegungen zu totaler Suppression der CV (1x), negativer CV (Richtungsumkehr)(4x) oder Reduktion der CV (8x).
Augenbewegungen mit V=72 Grad/s nach rechts führten in keinem Fall zu höherer V_{cv} als bei Fixation sondern zu totaler Suppression (1x), Reduktion (11x) oder negativer CV (4x).
Beim Vergleich der V_{cv} bei Augenfolgebewegungen mit V=18 und 72 Grad/s nach rechts war in Gruppe A in 7 Fällen die V_{cv} bei 18 Grad/s höher, in 4 Fällen geringer als bei 72 Grad/s. In Gruppe B war in 2 Fällen die negative CV bei Augenbewegungen mit V=18 Grad/s schneller und in 2 Fällen langsamer als bei Augenbewegungen mit V=72 Grad/s.
Beim Vergleich der ersten beiden Spalten der Tab.3 kann eine Tendenz zur stärkeren Reduktion der V_{cv} bei 72 Grad/s gefunden werden. Auch in der zweiten Versuchsserie wurde im direkten Vergleich in 6 von 9 Fällen ein stärkerer CV-supprimierender Effekt von Augenbewegungen mit V=72 Grad/s im Vergleich zu 18 Grad/s festgestellt.

Übereinstimmende Reaktionsweisen zeigten alle Versuchspersonen in der letzten Phase der Versuchsdurchgänge, in der die langsame Nystagmus-Phase in entgegengesetzter Richtung zum CV-Stimulationsmuster gerichtet war. Die Geschwindigkeit der CV war hier höher als in sämtlichen anderen Phasen des Versuchsdurchgangs.
In Abb.13 sind die Ergebnisse zuammengefaßt dargestellt. Die V_{cv} wird in Beziehung gesetzt zu Augengeschwindigkeit bzw. Geschwindigkeit der Bildverschiebung auf der Netzhaut. Die V_{cv} ist als Verhältniswert zur V_{cv} bei Fixation dargestellt (siehe Erklärungen zu Tab.3 und 4).

3.5 Latenzzeitmessungen

3.5.1 Versuchsabläufe

Zur Darstellung des Einflusses von Augenbewegungen und von zusätzlichen stationären visuellen Stimuli auf die Circularvektion wurde in den folgenden Versuchen die Latenzzeit als Kriterium benutzt.
Die Latenzmessungen wurden an 12 Versuchspersonen durchgeführt. Es wurde die Zeit vom Beginn der Stimulation bis zum Beginn der CV, den die Versuchspersonen ansagten, mit einer Stoppuhr gemessen.
Es wurden 3 Serien von Messungen mit jeweils unterschiedlichen Stimulationsbedingungen durchgeführt:

Erste Serie: Fixation eines stationären Fixationspunktes.
Zweite Serie: Optokinetischer Nystagmus nach den weißen Punkten des Stimulationsmusters.
Dritte Serie: Fixation des stationären Fixationspunktes, zusätzlich eine stationäre, halbkreisförmige Kette von 25 Leuchtdioden in 70 cm Entfernung vom Kopf der Versuchsperson (siehe Abb.2).

Alle Versuchspersonen absolvierten die erste, die Hälfte auch die zweite und die andere Hälfte die dritte Serie.
In einer Serie wurden bei den Stimulationsgeschwindigkeiten 3,6; 7,8; 18; 36 und 72 Grad/s je 6 Messungen durchgeführt, wobei 3 mal die Stimulation nach rechts und 3 mal nach links ging. Die Reihenfolge der unterschiedlichen Stimulationsgeschwindigkeiten und -richtungen wurde zufällig variiert. Zwischen den einzelnen Messungen lagen 3-minütige Pausen.

3.5.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse der ersten Serie zeigt die Abb.14.
Obwohl die Vp recht verschiedene Latenzzeiten angaben, wurde eine Abnahme der Latenzzeiten bei höheren Stimulationsgeschwindigkeiten deutlich. Bei Augenfolgebewegungen fanden sich längere Latenzzeiten als bei Fixation (Abb.15). Zusätzliche stationäre visuelle Reize (25 Leuchtdioden) verkürzten die Latenzzeiten (Abb.16).

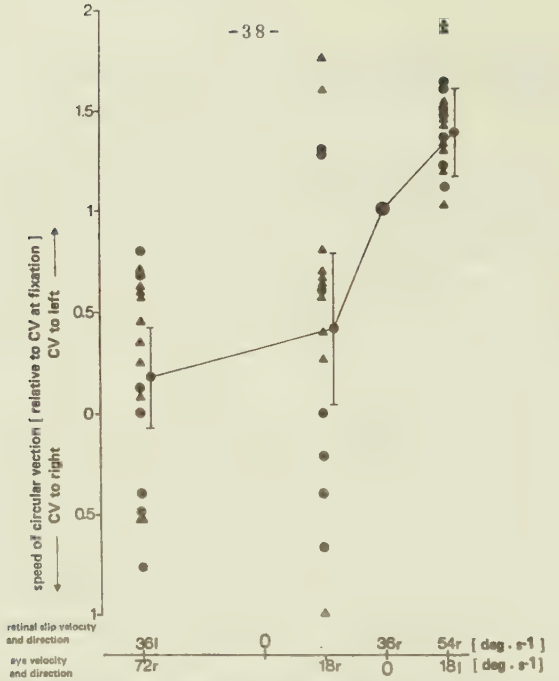


Abb. 13: CV-Geschwindigkeit während verschiedener Augenbewegungen. Ordinate: Geschwindigkeit der CV im Verhältnis zur CV-Geschwindigkeit bei Fixation. Abszisse: Geschwindigkeit und Richtung der Augenbewegungen (langs. Nystagmusphase) bzw. der retinalen Bildverschiebung. Mittelwerte und Standardabweichung.
● = Werte der ersten Versuchsserie.
▲ = Werte der zweiten Versuchsserie.

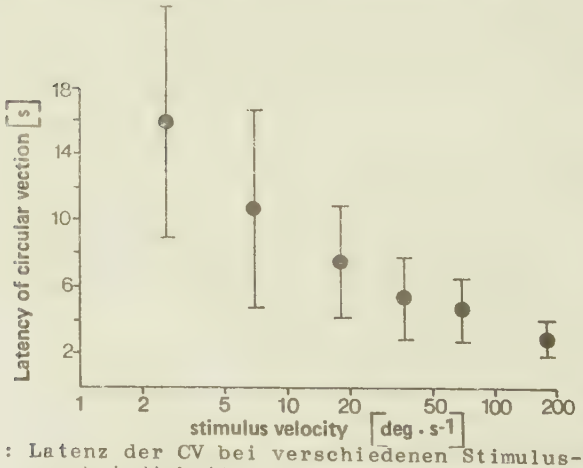


Abb. 14: Latenz der CV bei verschiedenen Stimulusgeschwindigkeiten. Fixaton eines stationären LED's. 12 Versuchspersonen, Standardabweichung.

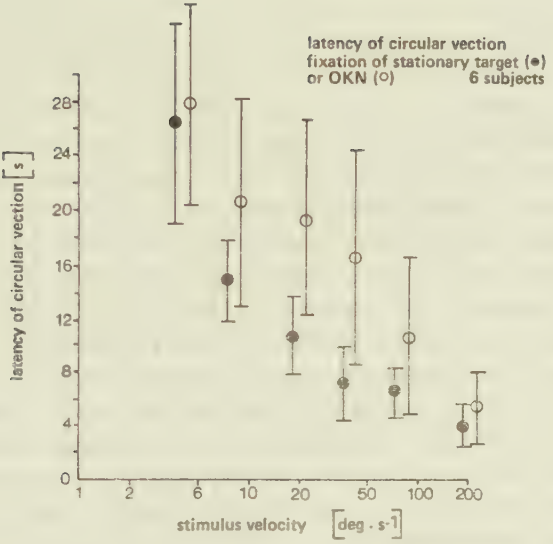


Abb. 15: Latenz der CV bei Fixation (●) und bei OKN (○)
6 Versuchspersonen, Standardabweichung.

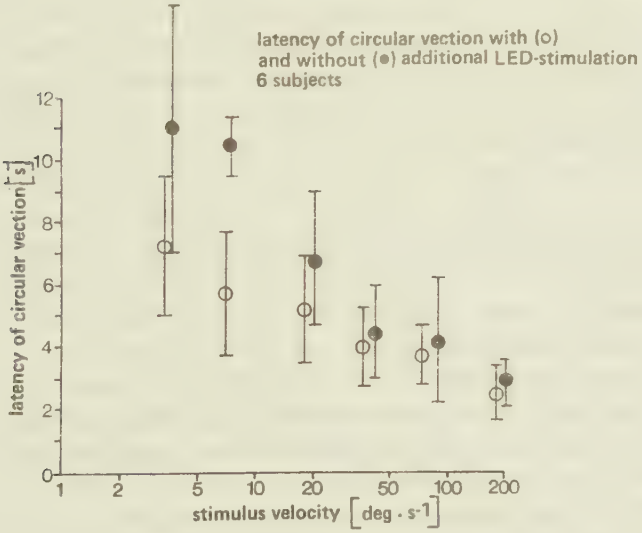


Abb. 16: Latenz der CV bei Fixation mit (○) und
ohne (●) zusätzliche stationäre Reize.
6 Versuchspersonen, Standardabweichung.

4 Diskussion

4.1 Geschwindigkeitsschätzung

Die Winkelgeschwindigkeit visuell wahrgenommener Bewegungen erreicht für den Menschen bei etwa 60 Grad/s die Grenze, oberhalb der die bewegten Objekte trotz Augenbewegungen nicht mehr ganz scharf wahrgenommen werden. Dies liegt daran, daß die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen bzw. der langsamen Nystagmusphase kleiner ist als die Geschwindigkeit der visuellen Reizmuster. Bei weiterer Steigerung der Geschwindigkeit der visuellen Reizmuster bleibt die Geschwindigkeit der langsamen Nystagmusphase immer hinter jener des Reizes zurück. Es tritt eine retinale Bildverschiebung ein, so daß ab einer Stimulationsgeschwindigkeit von 60 Grad/s die zunehmende Bewegungsunschärfe eine Geschwindigkeitsschätzung erschwert. Dies ist möglicherweise eine Ursache dafür, daß die wahrgenommene Geschwindigkeit der CV bei höherer Stimulationsgeschwindigkeit als 36 Grad/s in unseren Versuchen nicht mehr linear mit der Stimulationsgeschwindigkeit anstieg. Diese Beobachtung ist in Übereinstimmung mit dem Bericht von Dichgans (1974), der für Reizgeschwindigkeiten zwischen 90 und 150 Grad/s nur noch eine geringe Zunahme der CV mit der Winkelgeschwindigkeit des Reizes fand. Bei Stimulationsgeschwindigkeiten über 150 Grad/s beobachtete auch Dichgans keine Zunahme der CV mehr.

4.2 Sprungförmige Änderung der Stimulationsgeschwindigkeit

Die Ergebnisse lassen deutlich erkennen, daß die Änderung von V_{cv} ungleich schnell erfolgte, je nachdem ob die Stimulationsgeschwindigkeit plötzlich zu- oder abnahm. Man kann bei dem langsamen Anstieg von V_{cv} von der Aufsättigung eines hypothetischen Speichers sprechen und bei dem beobachteten schnellen Abfall von V_{cv} von dessen Entladung. Die Annahme eines Speichermechanismus oder eines Adaptationsvorganges drängt sich auch auf, wenn man die Nacheffekte der CV betrachtet. Durch den Vergleich mit anderen beobachtbaren Erscheinungen während der Stimulation (z.B.

Nystagmus) können Rückschlüsse auf anatomische und funktionelle Zusammenhänge gezogen werden.

Die "Aufsättigung" (volle CV erreicht) erfolgte in 5-15s nach dem plötzlichen Einsetzen der optokinetischen Stimulation (Dichgans, Brandt, 1978). Die Entladung kann man als Nach-CV im Dunkeln nach beendeter Stimulation untersuchen (Brandt, Dichgans, Büchele, 1974). Die positve Nachvektion (gleiche Richtung wie während der Stimulation) dauerte mehrere Sekunden, wobei ein genaues Ende wegen des langsamen Ausschleichens des Drehgefühls schwer anzugeben war.

Im Vergleich dazu setzte der OKN beim Menschen zwar am Beginn der Stimulation sofort mit der benotigten Geschwindigkeit ein, die Dauer und Intensität des OKAN stiegen aber mit der Dauer der vorausgegangenen Stimulation (Ergebnisse vom Menschen) (Cohen, Henn, Raphan, Dennett, 1981). Die Aufsättigung dieses wiederum hypothetischen OKN -Speichers dauerte bis zu 60s (Stimulationsdauer bei maximaler Geschwindigkeit der langs. OKAN-Phase). Die o.a. Autoren gaben für die Aufsattigungsfunktion eine Zeitkonstante von 20s an, wobei die Geschwindigkeit der langsamen OKAN-Phase das Kriterium für die OKAN-Stärke darstellte.

Raphan, Matsuo und Cohen (1979) postulierten einen "neural integrator" oder auch "storage mechanism", der u.a. den OKAN bewirke, die Zeitkonstanten des vestibulären Nystagmus verlängere und als ein Ort der visuell-vestibulären Interaktion beschrieben wurde (z.B. Verrechnung von OKAN und gegengerichtetem postrotatorischem Nystagmus). Die Autoren beobachteten im Experiment mit Affen, die optokinetischer Stimulation ausgesetzt waren, sofort zu Beginn der Stimulation einen OKN, der sehr schnell einen gain von ca 0,6 erreichte und diesen in den folgenden 5s auf ca.1,0 steigerte. Diese beiden Geschwindigkeitskomponenten wurden als direkter, schneller Weg und indirekter, langsamer Weg bezeichnet. Es konnte weiterhin beobachtet werden, daß Dauer und Stärke des OKAN von der Aufsättigung (durch Dauer und Geschwindigkeit der Stimulation bedingt) des indirekten Weges abhingen. Auch Robinson (1981) beschrieb diese getrennten Wege und assoziierte den direkten mit dem smooth-pursuit-System und den indirekten mit dem OKN-System. Diese Befunde sind mit den Verhältnissen am

Menschen nur bedingt vergleichbar, da ein langsamer Anstieg des OKN-gain am Beginn der Stimulation fehlt (s.o.) und der OKAN durch andere Geschwindigkeit der langs. Phase und durch andere Abkling-Zeitkonstanten charakterisiert wird. In den bereits erwähnten Experimenten von Schor et al. 1984 und Zee 1980 (Siehe 1.2) wird aber die Existenz zweier verschiedener, auf optische Reize reagierender Nystagmussysteme deutlich: OKN- und pursuit-System.

Sowohl OKAN als auch Nachvektion können, besonders nach längerer Stimulation, ihre Richtung wechseln (Dichgans, Büchele 1974). Die Richtungsumkehr des OKAN entsprach zeitlich der Richtungsumkehr der Nach-CV.

Das qualitativ ähnliche Verhalten von Nachnystagmus und Nach-CV legt nahe, daß entweder dieselben Speichermechanismen benutzt werden oder die CV durch Überwachung (monitoring) der Aktivität visuell-vestibulärer Intergrationsmechanismen durch Großhirnareale entsteht (Cohen u.a., 1981; Raphan u.a., 1979).

Einige Befunde sind mit dieser Theorie allerdings nicht in Einklang zu bringen: Die CV ist stärker ausgeprägt bei Fixation eines stationären Punktes; der Nachnystagmus wird hierdurch geschwächt. Eine Richtungsdissoziation zwischen Nachnystagmus und und Nach-CV trat auf, wenn der ambivalenten Stimulation ein Nachnystagmus entsprechend dem zentralen Stimulus folgte (Brandt, Dichgans, Büchele 1974).

Bleibt man bei der Hypothese des gemeinsamen Speichers, so findet sich in der Literatur ein Beispiel der Hemmung der o.a. Speicherfunktion, das mit der plötzlichen Hemmung der CV nach Abwärtsschritt der Stimulationsgeschwindigkeit in Verbindung gebracht werden könnte: Eine kurze Fixationsphase nach der Beendigung der optokinetischen Stimulation stellte einen stark hemmenden Reiz für den folgenden Nachnystagmus im Dunkeln dar (Cohen, 1981). Man kann diese Fixationsphase auch als plötzliche Herabsetzung der Reizgeschwindigkeit auf Null bezeichnen. Analog dazu wurde in den in dieser Arbeit beschriebenen Versuchen die Reizgeschwindigkeit plötzlich gesenkt (allerdings nicht auf Null, wie bei einer Fixationsphase), und die Folge war eine starke momentane Inhibition der CV.

4.3 CV bei Fixation und optokinetischem Nystagmus

Den Einfluß retinaler Bildwanderung auf die Höhe geschätzter Geschwindigkeit von bewegten Objekten haben Körner und Dichgans untersucht (1967). Sie fanden heraus, daß die Geschwindigkeit eines Streifenmusters schneller geschätzt wurde, wenn den Streifen mit den Augen nicht exakt sondern unaufmerksam gefolgt wurde. Je schneller die hierbei auftretende retinale Bildwanderung war, desto höher war die geschätzte Geschwindigkeit im Vergleich zu der Geschwindigkeit, die bei genauer Augenfolgebewegung geschätzt wurde.

Als Aubert-Fleischl-Phänomen ist bekannt, daß die Geschwindigkeit eines bewegten Objektes höher geschätzt wird, wenn die Augen diesem Objekt nicht folgen im Vergleich zur Schätzung bei Augenfolgebewegungen (Aubert, 1887)(s.a.4.4). Die aufgezeigten Ähnlichkeiten zwischen dem Verhalten der V_{CV} und der geschätzten Geschwindigkeit bewegter Objekte - jeweils unter afferentem Bewegungssehen (keine Augenbewegungen) und efferentem Bewegungssehen (Augenfolgebewegungen) - legen nahe, daß für die Unterschiede im Geschwindigkeitseindruck dieselben Mechanismen verantwortlich zu machen sind.

Eine Umkehr der CV-Richtung, wie sie bei den Versuchen 5-11 in dieser Serie auftrat, ist schon beschrieben worden (Brandt, Dichgans, Büchele, 1974). Die Autoren gaben allerdings andere Auslösereize an: Sie beschrieben, daß - interindividuell verschieden - während einer Stimulationszeit von 4-12 Minuten periodische Umkehrungen der CV-Richtung vorkamen. Als Auslöser wurden weiterhin Änderungen der Stimulationsgeschwindigkeit (hierbei fanden wir in keinem Fall eine Richtungsumkehr der CV) und Änderungen der Beleuchtung angeführt. Die Autoren stellten die periodisch auftretende negative CV in Zusammenhang mit dem poststimulatorischen negativen Nachnystagmus und vermuteten als Ursache beider Phänomene eine zentrale Gegenregulation mit bestimmten Speicher- und Entspeicherungscharakteristika. Das morphologische Substrat für diesen Mechanismus ist unbekannt.

4.4 Augenfolgebewegungen unabhängig vom optokinetischen Reiz

Bei gleichbleibender Stimulationsgeschwindigkeit

(Geschwindigkeit der Ganzfeldstimulation) wurde die Geschwindigkeit und Richtung der langsamen Blickystagmusphase und damit die Geschwindigkeit und Richtung der retinalen Bildwanderung variiert. In Vorversuchen war festgesellt worden, daß während solch eines Blicknystagmus über das unbewegte Stimulationsfeld keine CV auftrat. In den beschriebenen Versuchen kehrte bei 4 Vp die Richtung der CV konstant um, wenn nach einer Fixationsphase ein Blicknystagmus mit langsamer Phase in Richtung der Stimulation (Ganzfeld) gemacht wurde. Dies ist ein Befund, der auch schon bei den Versuchen Fixation-Augenfolgebewegung beobachtet wurde.

Deutlich wurde eine Reduktion der V_{cv} während eines Blicknystagmus mit langsamer Phase in Stimulationsrichtung, wobei es keinen qualitativen Unterschied machte, daß die retinale Bildverschiebung bei Augengeschwindigkeit V=18 Grad/s rechts nach rechts (Auge von vorne betrachtet) und bei Augengeschwindigkeit V=72 Grad/s rechts nach links ging.

Die geringere V_{cv} bei Augenbewegungen mit V= 72 Grad/s rechts im Vergleich zur V_{cv} bei Augenbewegungen mit 18 Grad/s rechts korrelierte mit höherer retinaler Bildgeschwindigkeit in entgegengesetzter Richtung. Bei Augenbewegungen mit V=18 Grad/s links, d.h. langsame Nystagmusphase entgegengesetzt zur Stimulationsrichtung, wurde die höchste Geschwindigkeit retinaler Bildverschiebung erreicht und hier gaben alle Versuchspersonen die höchste V_{cv} an. Zusammenfassen lassen sich die Ergebnisse folgendermaßen:

- Erfolgte die langsame Phase des Blicknystagmus in dieselbe Richtung wie die Ganzfeldstimulation, so erfolgte im Vergleich zur Fixation eine Suppression der CV, die um so stärker war, je höher die Geschwindigkeit der langsamen OKN-Phase war.
- Augenbewegungen entgegengesetzt zur Stimulationsrichtung verstärkten die CV.

In der Literatur finden sich keine Interpretationshilfen für diese Ergebnisse, wenn man nach Geschwindigkeitsschätzung bei Circularvektion sucht. Über die Schätzung der Geschwindigkeit bewegter Objekte gibt es allerdings schon viele Untersuchungen.

Dichgans u.a. (1975) führten in einer Untersuchung des Aubert-Fleischl-Phänomens die unterschiedliche Geschwindigkeitsschätzung bei unbewegtem und verfolgendem Auge auf die Periodizität des Reizmusters zurück. Je höher die örtliche Frequenz des Reizmusters, d.h. je kleiner die Periode sei, desto größer sei der Faktor, um den die Geschwindigkeitsschätzung bei unbewegtem Auge höher sei als bei verfolgendem Auge. Die gefundenen Faktoren lagen bei 1,46 bei einer räumlichen Periode des Streifenmusters von 15 Grad und 1,35 bei einer Periode von 30 Grad. Die Autoren fanden keine Abhängigkeit des Faktors von der Reizmustergeschwindigkeit.

Eine teleologische Erklärung lieferte Jung (1968), indem er vermutete, daß die höhere Geschwindigkeitsempfindung bei afferentem Bewegungssehen einen Stimulus zur Aktivierung des Augenfolgesystems darstellen könnte.

Einen bemerkenswerten Befund, der die zentrale Verrechnung von Bewegungssehen betrifft, fanden Sedgwick und Festinger 1976. In ihrem Experiment bewegten sich zwei Lichtpunkte im verdunkelten Raum hin und her auf zueinander senkrechten geraden Bahnen. Bei Augenfolgebewegungen nach einem dieser Punkte schätzten die Versuchspersonen dessen Bahn kürzer ein, und die Bahn des anderen Punktes empfanden sie nicht mehr als senkrecht zu der des ersteren stehend. Die Autoren folgerten daraus eine Ungenauigkeit bei der Einschätzung von räumlicher Lokalisation von bewegten Objekten und stellten somit die Exaktheit von postulierten zentralen Verrechnungsprozessen (Efferenzkopie, v.Holst und Mittelstaedt, 1950) in Frage.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Ergebnisse zeigen, daß auch bei der CV Augenbewegungen die Bewegungswahrnehmung wirksam beeinflussen und die zentrale Verrechnung von retinaler Bildverschiebung und Augenbewegungen nicht gleichmäßig erfolgt.

4.5 Latenzzeitmessungen

Bei realer Eigendrehbewegung sind die Latenzzeiten zwischen dem Beginn der Stimulation und dem Beginn des Eigendrehgefühls minimal, wenn die Stimulation überschwellig erfolgt. Hierbei

wird oberhalb von 0,1-2 Grad/s^2 (Guedry, 1974) die Drehbeschleunigung über das Vestibularisorgan an das ZNS gemeldet. Bei langsameren Beschleunigungen erfolgt die Wahrnehmung der Drehbewegung wie bei einer Vektion, wobei bei Drehung in einer realen Umwelt parallaktische Verschiebungen offensichtlich eine wichtige Rolle spielen. In dem untersuchten experimentellen Paradigma waren solche parallaktischen Verschiebungen ausgeschlossen. Während konstanter Drehgeschwindigkeit wird die Drehung nur noch visuell wahrgenommen. Bei der CV wird nur dieser visuelle Eingang stimuliert, und in der Zeit, in der bei realer Eigendrehung das Vestibularisorgan erregt wird (Beschleunigungsphase), erlebt sich die Versuchsperson nicht gedreht. Die gefundenen Ergebnisse charakterisieren den Stimulus für den visuellen Eingang: optokinetischer Nystagmus erwies sich als hemmend, eine höhere Stimulationsgeschwindigkeit als fördernd für das schnelle Eintreten der CV. In beiden Fällen korrelierte die höhere retinale Bildverschiebungsgeschwindigkeit mit dem schnelleren Auftreten der CV. Wie in anderen Experimenten dieser Arbeit gezeigt wurde, korrelierte die gefundene V_{cv} ebenfalls mit diesen Parametern.

Bei zusätzlichen stationären Reizen im Vordergrund fanden wir kürzere Latenzzeiten. Besonders wirksam wurde dieser Effekt im Bereich der niedrigen Geschwindigkeiten (3,6; 7,2 Grad/s). Die Versuchspersonen erlebten die Leuchtdioden als mit ihrem Körper gedreht, bezogen sie also in ihr Körper-Koordinatensystem ein, welches kontrastierte mit dem als stationär erlebten Umwelt-Koordinatensystem, repräsentiert durch das CV-Stimulationsmuster (im Zustand voller CV). Die relative Bewegung dieser Koordinatensysteme zueinander, die ja die CV aufkommen ließ, wurde durch stationäre Reize im Vordergrund deutlicher durch höheren Kontrast.

5 Mögliche neurophysiologische Korrelate zur Circularvektion

Die CV als neuropsychologisches Phänomen ist im neurophysiologischen Tierexperiment noch nicht direkt nachgewiesen worden. Die Verarbeitung visueller wie auch

vestibulärer Informationen und Interaktionen in verschiedenen zentralnervösen Relaisstationen ist dagegen mit Mikroelektrodenableitungen erforschbar und es liegen hier schon etliche Ergebnisse vor.

Eine gleichartige Adaptation des vestibulo-oculären Reflexes (VOR) beim Menschen und beim Affen nach Stimulation mit horizontal bewegten Streifenmustern legt gleichartige Verarbeitung dieses CV auslösenden Reizes (Streifenmuster) nahe (Young, Henn, 1976). Die Autoren schlugen eine Beteiligung des Nc.vestibularis sowohl für die Empfindung der CV als auch für die Auslösung des Nystagmus vor. Da nach ihren Ergebnissen die VOR-Adaptation nicht durch den Nystagmus per se, sondern durch das vorherige Drehgefühl ausgelöst werde (Young, Henn, 1974), müsse der Affe auch eine CV empfinden.

Informationen über horizontale Bewegungen visueller Objekte werden nach den bewegungsspezifischen Ganglienzellen der Retina unter Umgehung des Corpus geniculatum laterale zuerst im NOT (Nucleus of the Optic Tract) im Praetectum verschaltet (siehe Abb.17). Zerstörung des NOT unterband die Reaktion des Nc.vestibularis auf optokinetische Stimuli. Elektrische Stimulation des NOT führte zu horizontalem Nystagmus (Precht, Cazin, 1979). Bei Ableitungen aus dem NOT des Kaninchen fand Collewijn 1975 richtungsspezifische Neurone, die besonders auf großflächige Reize reagierten, die vor dem kontralateralen Auge temporonasal bewegt wurden. Der Autor postulierte eine Konvergenz der richtungsspezifischen Neurone der Netzhaut auf den NOT.

Als nächste Station der Verarbeitung optokinetischer Informationen wird der NRTP (Nucleus reticularis tegmentum pontis) angesehen. Die Neurone dieses Kerns reagieren im Gegensatz zum NOT auch auf vestibuläre Stimulation (Precht, 1981). Seine Neurone können in 3 Klassen unterteilt werden (nach Keller und Crandall, 1981):

I. Optokinetische Zellen, die auf visuelle Ganzfeldstimulation reagieren,
II. Zellen, die auf Saccaden reagieren,
III. Zellen, die auf kleine, sich bewegende Objekte reagieren.

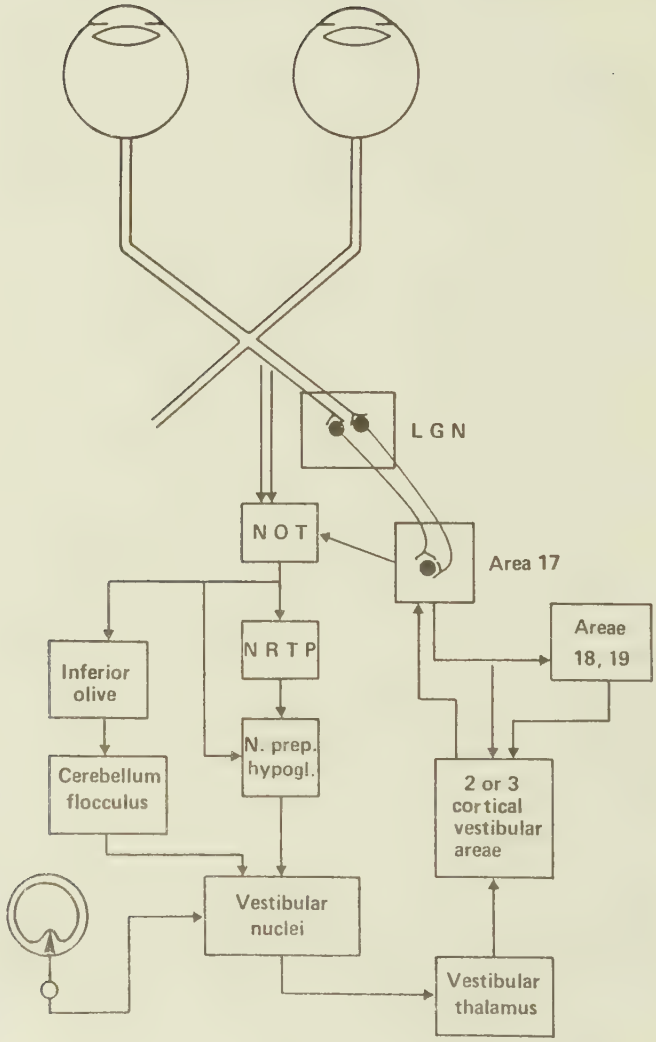


Abb. 17: Zentralnervöse Schaltstellen des optokinetschen Nystagmus und der CV. (In Anlehnung an Precht und Grüsser)
NOT: Nucleus of the Optic Tract
NRTP: Nucleus Reticularis Tegmentum Pontis
LGN: Corpus Geniculatum Laterale

Die Efferenzen des NRTP gehen hauptsächlich ins Cerebellum, aber über andere Stationen (z.B. Nc. praepositus hypoglossi) auch in den Nc.Vestibularis.

Von Robinson (1977) wird der NRTP als die Station angesehen, in der retinal-slip- und Augengeschwindigkeitssignale zusammenkommen. Dieses kombinierte Signal würde dann dem Netzwerk des velocity-storage-Mechanismus (s.o.) übermittelt, welches bisher unbekannte Projektionen zum Nc.vestibularis sendet.

Auch die Aktivität der Neurone des Nc.praepositus n.hypoglossi wird durch vestibuläre Stimuli und Augenbewegungen moduliert, so daß angenommen wird, hier würden Kopfbewegungen verrechnet und andere visuell-vestibuläre Interaktionen vorgenommen (Baker, 1977).

Der unteren Olive kommt eine besondere Rolle bei der Programmierung und Ausführung von bestimmten Augenbewegungen zu. Hier ist wahrscheinlich der einzige Ursprung der Kletterfasern, die zusammen mit den Moosfasern, die aus verschiedenen Hirnregionen stammen, die beiden afferenten Kleinhirn-Fasersysteme bilden. Dem Kletterfasereingang wird die Adaptations- und Lernfähigkeit des Kleinhirns zugeschrieben (Marr, 1969). Diese äussert sich u.a. darin, daß der gain des VOR (Geschwindigkeit der kompensatorischen Augenbewegung zur Geschwindigkeit der Kopfrotation) in Experimenten mit Umkehrbrillen nach einiger Zeit abnahm (Haddad, Deimer, Robinson, 1980). Die Adaptationsfähigkeit des VOR wurde durch Zerstörung der unteren Olive ausgeschaltet. Der OKN wurde hierdurch nicht beeinträchtigt.
Die Neurone der unteren Olive wirken über Umschaltstationen im Flocculus hemmend auf vestibulär ausgelöste Augenbewegungen (Ito, u.a. 1979). Diese Hemmung konnte durch elektrische Stimulation der unteren Olive oder des Flocculus imitiert werden, durch Destruktion der unteren Olive aufgehoben werden (Ito, u.a. 1979). Die untere Olive erhält die für diese Verrechnungen notwendigen visuellen Informationen von dem ipsilat. Auge aus dem kontralat. NOT des Praetectum (Maekawa u. Simpson, 1973). Zu einer anderen Auffassung als Ito gelangte Strata (1985): Die Kletterfasern der unteren Olive würden tonisch hemmend auf die Purkinje-Zellen des Flocculus wirken,

die dadurch eine Enthemmung ihrer Zielzellen auslösen würden. Durch Läsionen oder Kühlung der unteren Olive konnte eine verstärkte Hemmung der Zielzellen der Purkinje-Zellen sowohl im Vestibularisgebiet als auch von Motoneuronen der Extremitätenmuskulatur beobachtet werden (s. Strata, 1985).

Von Johannes Ohm wurde schon 1929 auf eine mögliche Beteiligung der Vestibulariskerne am optokinetischen Nystagmus hingewiesen (S. 234). Ausdrücklich erwähnte er den Nc.Deiters als Zentrum der Konvergenz vestibulärer, visueller und zentraler Informationen (S. 204).

Ableitungen aus dem Nc.vestibularis des Affen zeigten Modulation der Aktivität der Neurone durch visuelle, vestibuläre Stimuli und Augenbewegungen (Waespe, Henn, 1979). Sowohl bei reiner vestibulärer wie auch reiner visueller Stimulation stieg die Entladungsrate mit steigender Stimulationsgeschwindigkeit; sie war allerdings nur bei Rotation im Licht (visuelle und vestibuläre Stimulation) dem Anstieg der Rotationsgeschwindigkeit proportional (bis 60 Grad/s Stimulationsgeschwindigkeit). Bei der Ratte und Katze stieg die Entladungsfrequenz der Nc.vestibularis-Neurone bei reiner visueller Stimulation erst nach einer Latenz von 1-3 Sekunden (Precht, 1981).
Die Geschwindigkeit der langsamen Nystagmusphase korrelierte mit der Entladungsfrequenz der Neurone des Nc.vestibularis, obwohl bei Fixation und rein vestibulärer Stimulation hier auch Dissoziationen auftraten. Die Entladungsfrequenz war auch davon abhängig, ob während optokinetischer Stimulation Nystagmus ausgeführt wurde oder dieser durch Fixation supprimiert wurde (Buettner, Büttner, 1979). Die Autoren fanden bei 80% der untersuchten Neurone (Rhesusaffe) eine Verminderung der Aktivität im Mittel auf 59%, wenn der OKN während der Stimulation durch Fixation unterdrückt wurde im Vergleich zur Aktivität bei OKN. Im Gegensatz dazu ist die CV bei Fixation ausgeprägter. Bei Stimulationsgeschwindigkeiten unter 20 Grad/s war die beobachtete neuronale Aktivität unbeeinflußt davon, ob Augenbewegungen ausgeführt wurden oder nicht. Nach bilateraler Neurektomie der zentralen Vestibularisneurone (Waespe, Henn, 1985) erreichte der Affe zwar noch OKN-Geschwindigkeiten von bis zu 120 Grad/s, der OKAN war aber nicht mehr vorhanden und

dem OKN fehlten die für den sog. indirekten Weg typischen Eigenschaften.

Entscheidenden Anteil an der Verrechnung von Augenbewegungen hat der Flocculus des Cerebellum . Klinische Befunde bei Läsion des Flocculus zeigen einen unvollständigen Nystagmus sowie die Unfähigkeit zur Suppression desselben. Im Tierexperiment sind folgende, für die Verrechnung von Augenbewegungen wichtige Informationen ableitbar:

- Augenposition: Noda und Warabi (1982) fanden in 12% von 602 Purkinje-Zellen des Flocculus des Affen tonische Aktivitätsmodulation durch verschiedene Augenpositionen relativ zur Orbita während Fixationsphasen und zyclische Aktivitätsmodulation durch sinusförmige smooth-pursuit-Augenbewegungen. Diese Purkinje-Zellen erhielten ihre Afferenzen über Moosfasern vermutlich von burst-tonic-Neuronen aus verschiedenen Hirnstammregionen. Die Autoren schrieben den beschriebenen Purkinje-Zellen eine Bedeutung bei der Konstanthaltung der Augen bei Fixation zu.
- Saccaden: 80% der untersuchten Purkinje-Zellen des Flocculus pausierten während saccadischer Augenbewegungen (Noda, Suzuki, 1979a). Sie spiegelten damit das Verhalten pontiner sog. Pausen-Neurone wieder, die zusammen mit von ihnen gehemmten burst-Neuronen saccadische Augenbewegungen initiieren und steuern (Keller, 1974, Henn u. Cohen, 1976). Das Pausieren der Purkinje-Zellen erscheint sinnvoll, wenn man annimmt, daß sie dadurch ihre hemmende Wirkung auf oculomotorische Zentren für die Dauer der Saccade einstellen. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, daß Pausen-Neurone mit gleichem Verhalten im Nc.praepositus n.hypoglossi gefunden wurden, die vermutlich die Zielzellen der Flocculus-Pausen-Neurone darstellen. Der Nc.praepositus hypoglossi hat wiederum direkte Verbindungen zu den Kernen der Hirnnerven III, IV, und VI.
- Geschwindigkeit der Augenbewegungen: Wenn der Affe horizontale Augenbewegungen mit sinusförmiger Geschwindigkeit machte, beobachteten Noda und Suzuki (1979b) sinusförmige Modulation der Entladungsrate bestimmter Purkinje-Zellen des Flocculus. Diese Modulation war 90 Grad phasenversetzt zur Augenposition und entsprach somit der Augengeschwindigkeit (in dem beschriebenen Experiment allerdings auch der target-

Geschwindigkeit).

- Geschwindigkeit der Kopfdrehung: Die anatomischen Bahnen vom Nc.vestibularis zum Kleinhirn sind schon lange bekannt (z.B. Brodal, 1972) und ihre Funktion der Übertragung vestibulärer Signale in den Flocculus beschrieben (Lisberger, Fuchs, 1978, Ito, 1982).

Direkte Bahnen ziehen vom Ggl.Scarpae als Moosfasern in den Flocculus, indirekte werden im Vestibularis-Kerngebiet umgeschaltet. Zusammen mit den bereits erwähnten Kletterfasern von der unteren Olive, die visuelle Signale übertragen, sind diese vestibulären Afferenzen für die Adaptation und die präzise Ausführung des VOR wichtig.

- Visuelle Information über Moosfasern: Bei elektrischer Reizung des N.opticus fanden Maekawa und Takeda (1975) auch Potentiale von Moosfasern, die auf diese Stimulation reagierten (Kaninchen). Von Ito (1982) wurde dieser Eingang dem optokinetischen System zugeschrieben. Er werde - zumindest beim Kaninchen - im NRTP umgeschaltet und trage zur Erreichung hoher Augengeschwindigkeit bei optokinetischer Stimulation bei. Grundsätzlich sei die optokinetische Reaktion durch einen geschlossenen Hirnstammregelkreis vermittelt, was auch daran verdeutlichtwerden kann, daß bei Katzen z.B. ein optokinetischer Nystagmus auch nach Entfernung des Cerebellum möglich sei. Im hohen Geschwindigkeitsbereich der Stimulation (unterschiedlich für verschiedene Species) trage dann der Flocculus zum Erhalt eines hohen OKN-gain bei.

Lisberger und Fuchs (1978) schlugen ein Modell für die Beteiligung des Flocculus an smooth pursuit-Augenbewegungen vor. Der Flocculus sei ein nebengeschalteter Integrator in dem Regelkreis mot. Augenbewegungssystem - Verrechnugssystem der retinalen Bildverschiebung. Im Nebenschluß erhalte er pursuit-Kommandos des Augenbewegungssystems und speise diese zeitverzögert wieder in den Regelkreis ein, so daß die pursuit-Augenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit aufrecht erhalten werde.

Die Funktionen des Flocculus sind u.a. auch aus Läsionsexperimenten und dem Verhalten der Purkinje-Zellen während verschiedener Stimulationsbedingungen ableitbar (Waespe u.a. 1985). Die Autoren fassen ihre Ergebnisse so zusammen, daß

die Flocculus-Purkinje-Zellen dann aktiv seien, wenn die Aktivität der zentralen Vestibularis-Neurone nur inadaequate Informationen für das Augenbewegungssystem liefern konne. Dies sei unter folgenden Bedingungen der Fall (Affe):

- OKN mit langs. Phase schneller als 60 Grad/s
- Konflikt-Stimulation (z.B. Drehung der vis. Umwelt zusammen mit dem Versuchstier)
- schneller Wechsel der Nystagmusgeschwindigkeit
- schnelle Anfangsgeschwindigkeit des OKN nach Beginn der Stimulation

Dieses Verhalten charakterisiert den Flocculus als den anatomischen Ort, an dem die Verrechnungen des sog. direkten Weges stattfinden. Wahrscheinlich hat er auch entscheidenden Anteil an der Ausführung von pursuit-Augenbewegungen.

Ein corticales Areal , in dem Reaktionen auf vestibuläre Stimuli beobachtet wurden, beschrieben Büttner und Henn (1981) (Area 2v). Nachuntersuchungen von Grüsser, Pause und Schreiter (1982) konnten diesen Befund nicht bestätigen. Die Autoren fanden hingegen im retroinsulären und insularen Cortex von Java-Affen Reaktionen auf vestibuläre und großflächige visuelle Stimulationen, die Grund zur Annahme waren, es handle sich um den, bzw. einen Teil des vestibulären Cortex.

Bei den in dieser Arbeit beschriebenen Experimenten wurde deutlich, daß die Circularvektion mit bestimmten Zeitkonstanten und auch abhängig von bestimmten Versuchsbedingungen zu- oder abnimmt. Daraus läßt sich folgern, daß Speichermechanismen mit eigenen Auf- und Entladeeigenschaften hier an der Informationsverarbeitung beteiligt sind. Besonders deutlich wird dies in Experimenten, die die Nachwirkungen optokinetischer Stimulation behandeln (siehe 4.2). Die gleichartigen Reaktionen von Nachnystagmus und Nach-CV sowie die Beeinflussbarkeit der CV-Latenz und Geschwindigkeit durch Augenbewegungen lassen gemeinsame Speichermechanismen vermuten.

Für die Generation des optokinetischen, vestibulären und des Nachnystagmus postuliert Cohen 1981 einen gemeinsamen Speicher. Der Nystagmus wird auf einem direkten, schnellen Weg via Nc.Vestibularis initiiert aber gesteigert und unterhalten von

einem Speicher, der über einen zweiten, indirekten Weg aufgeladen wird. Der Nachnystagmus stellt eine Entladung dieses Speichers dar. Die Quantität der gespeicherten Energie, die sich in Dauer und Intensität des Nachnystagmus äussert, ergibt sich additiv durch die vestibuläre und die visuelle Information. Der Anteil der visuellen Information am output (Nachnystagmus) verstärkt sich bei höherer retinaler Bildgeschwindigkeit. Auch hier besteht eine Analogie zur Circularvektion, deren Geschwindigkeit mit höherer retinaler Bildverschiebungsgeschwindigkeit steigt.
Der von Cohen beschriebene Geschwindigkeitsspeicher oder auch dessen corticales Pendant könnte in enger Verbindung stehen mit der bewußten Empfindung der Circularvektion.

Zusammenfassung

Ein Beobachter, dessen visuelle Umwelt insgesamt bewegt wird, erlebt sich selbst nach einer gewissen Latenzzeit als gegenläufig zur Umwelt bewegt. Diese Trugwahrnehmung, auch Vektion genannt, wurde mit geeigneter Stimulation experimentell erzeugt, so daß sich der sitzende Beobachter um seine vertikale Körperachse gedreht fühlte (Circularvektion, CV).
Es wurde festgestellt, daß die Dauer der Latenzzeit bis zum Eintritt der CV mit der Stimulationsgeschwindigkeit abnahm. Durch Augenbewegungen sowie durch zusätzliche stationäre visuelle Stimuli wurde die Dauer der Latenzzeit wirksam beeinflußt.
Die Geschwindigkeit des erlebten Drehgefühls stieg nicht linear mit der Stimulationsgeschwindigkeit an. Die Zeitkonstanten des Anstiegs und des Abfalls der Geschwindigkeit der CV bei herauf- bzw. hinabschalten der Stimulationsgeschwindigkeit unterschieden sich beträchtlich.
Augenbewegungen beeinflussten nicht nur die Geschwindigkeit des erlebten Drehgefühls, sondern teilweise auch dessen Richtung. Es wurde ein Anstieg der Geschwindigkeit der CV mit der Geschwindigkeit der retinalen Bildverschiebung bei gleichbleibender Stimulationsgeschwindigkeit gefunden.
Die Befunde wurden mit den Ergebnissen neurophysiologischer Experimente verglichen und dabei festgestellt, daß gewisse Ähnlichkeiten zwischen dem in der Literatur beschriebenen Verhalten des Nystagmus und dem in dieser Arbeit beschriebenen Verhalten der Circularvektion bestehen. Hieraus kann auf gemeinsame neuroanatomische Schaltstellen von Augenbewegungen und dem bewußten Erleben des Drehgefühls gefolgert werden.

Literatur

Aubert, H.: Die Bewegungsempfindung. Pflügers Arch. ges. Physiol. 40: 459-480 (1887)

Baker, R. : The nucleus prepositus hypoglossi. In: Eye Movements. (ARVO Symposion, 1976) Brooks, B.A. and Banjades,F.J., eds. New York: Plenum Press, pp.145-178

Berthoz, A., Pavard, B., Young, L.R.: Perception of linear horizontal self motion induced by peripheral vision (Linearvection). Exp. Brain Res. 23, 471-489 (1975)

Brandt, Th., Dichgans, J.: Circularvektion, optische Pseudocoriolis-Effekte und optokinetischer Nachnystagmus. Albrecht v.Graefes Arch. klin. exp. Ophtal.184, 42-57 (1972)

Brandt, Th., Dichgans, J., Büchele, W.: Motion habituation: Inverted self motion perceptionand optokinetic afternystagmus. Exp. Brain Res. 16, 476-491 (1974)

Brandt, Th., Dichgans, J., Koenig, E.: Differential effect of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception. Exp. Brain Res.16, 476-491 (1973)

Brandt, Th., Wenzel, D., Dichgans, J.: Die Entwicklung der visuellen Stabilisation des aufrechten Standes beim Kind: Ein Reifezeichen in der Kinderneurologie. Arch. Psychiat. Nervenkr. 223, 1-13 (1976)

Brandt, Th., Wist, E., Dichgans, J.: Foreground and background in dynamic spatial orientation. Perception and Psychophysics, Vol. 17(5), 497-503 (1975)

Brandt, Th., Wist, E., Dichgans, J.: Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte und Circularvektion. Arch. Psychiat. Nervenkr. 214, pp. 365-389 (1971)

Brechta, N.C., Karten, H.J.: Organization of the avian accessory optic system. ANN.NY.ACAD.SCI. Vol.374 (1981)

Brodal, A.: Anatomy of the vestibular nuclei and their connections. In: Handbook of Sensory Perception Vol VI Kornhuber, H.H. Ed. pp 240-252, Berlin, Springer (1972)

Buettner, U.W., Büttner, U.: Vestibular nuclei activity in the alert monkey during suppression of vestibular and optokinetic nystagmus.Exp. Brain Res. 37,581-593 (1979)

Büttner, u., Henn, V.: Circularvection: Psychophysics and single-unit recordings in the monkey. ANN. N.Y. ACAD SCI.: Vol. 374, 274-283 (1981)

Cohen, B., Matsuo, V., Raphan, Th.: Quantitative analysis of the velocity characteristics of optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus.
J.Physiol 270, 321-344, (1976)

Cohen, B., Henn, V., Raphan,Th., Dennett, D.,: Velocity storage, nystagmus, and visual-vestibular interactions in humans. ANN. N.Y. ACAD SCI.:Vol 374, 421-433,(1981)

Collewijn, H.: Direction selective units in the rabbits Nucleus of the optic tract. Brain Res. 100: 489-508 (1975)

Coriolis, G.: Traitee de mechanique des corps solides et du calculde de l'effect des machines. Paris, 1846

Crum Brown: Note on normal nystagmus. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Februar 4th, (1895)

Dichgans, J., Brandt, Th.: The psychophysics of visually induced perception of self-motion and tilt.
Schmitt, F.O., Worden,F.G., eds.: The Neurosciences. Cambridge, Mass. MIT Press, pp. 123-192 (1974)

Dichgans, J., Brandt, Th.,: Visual-vestibular interaction: Effects on self-motion perception and postural control.
Handbook of Sensory Physiology, Vol. VIII, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1978)

Dichgans, J., Wist, E., Diener, H.C., Brandt, Th.: The Aubert-Fleischl phenomenon: A temporal freqency effect on perceived velocity in afferent motion perception.
Exp. Brain Res. 23, 592-533 (1975)

Dunker, K.: Über induzierte Bewegung.
Psychol. Forschung 12, 180 (1929)

Fischer, M.H., Kornmüller, A.E.: Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmungen und optokinetischer Nystagmus.
Journal für Psychiatrie und Neurologie Bd. 41
Heft 5 (1930)

Gibson, J.J.: The visual perception of objective motion and subjective movement. Psychological Review Vol. 61
No. 5 (1950)

Graybiel, A.: Space motion sickness: Skylab revisited.
Aviation, Space and Environmental Medicine 51, (1980)

Grüsser, O.J., Pause, M., Schreiter, U.: Neuronal Responses in the parieto-insular vestibular cortex of alert java monkeys (maccaca fascicularis).
Roucoux,A. and Crommelinck,M. eds.: Physiological and Pathological Aspects of Eye Movements. Dr.W.Junk Publishers, The Hague (1982)

Guedry, F.E.,: Psychophysics of vestibular sensation. Handbook of Sensory Physiology VI/2, H.H. Kornhuber ed, Berlin 1974

Haddad, G.M., Demer, J.L., Robinson, D.A.: The effect of lesions of the dorsal cap of the inferior olive on the vestibulo-ocular and optokinetic system of the cat. Brain Res. 185-275 (1980)

Henn, V., Cohen, B.: Coding of information about rapid eye movements in the pontine reticular formation of alert monkeys. Brain Res. 108: 307-325 (1976)

v.Holst, E., Mittelstaedt, H.: Das Reafferenzprinzip. Die Naturwissenschaften 20 (1950)

Ito,M.: Eye movements and the cerebellum. In: The Cerebellum New vistas. Palay,S.L., Chan-Palay, V. Eds. Springer, Berlin (1982)

Ito, M., Nisimaru, N., Shibuki, K.: Destruction of inferior olive induces rapid depression in synaptic action of cerebellar Purkinje cells. Nature 277 : 568-569 (1979)

Ito, M., Nisimaru, N., Yamamoto, M.: Specific pattern of neuronal connections involved in the control of the rabbits vestibulo-ocular reflexes by the cerebellar flocculus. J.Physiol. (Lond.) 265 : 833-854 (1973)

Jung, R.: Nystagmographie. Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen. In: G.v.Bergmann, W.Frey, H.Schiegk, eds.: Handbuch der Inneren Medizin, 5. Aufl. Bd. V/1, pp. 1352-1379. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg (1953)

Keller, E.C., Crandall, W.F.: Neural activity in the NRTP in the monkey related to eye movements and visual stimuli. ANN. N.Y. ACAD. SCI.: Vol. 374 (1981)

Keller, E.L.: Participation of medial pontine reticular formation in eye movement generation in monkey. J.Neurophysiol 37: 316-332 (1974)

Körner, F., Dichgans, J.: Bewegungswahrnehmung, optokinetischer Nystagmus und retinale Bildwanderung. Albrecht v.Graefes Archiv klin. exp. Ophtal. 174, 34-38 (1967)

Kornhuber, H.H., Optokinetscher Nachnystagmus, vestibuläre Überregbarkeit und periodischer Nystagmus alternans. Klin. Wschr. 40, 549, (1962)

Lackner, J.R.: Induction of illusory self-rotation and nystagmus by a rotating sound field. Aviaton, Space and Environmental Medicine 48,129-131 (1977)

Lackner, J.R., Texeira, R.A.: Optokinetic motion sickness: Continous head movements attenuate the visual induction of apparent self-rotation and symptoms of motion sickness. Aviation. Space and Environmental Medicine 48, (1977)

Leibowitz, H.W., Schupert Rodemer, C., Dichgans, J.: The independence of dynamic spatial orientation from luminance and refractive error. Perception and Psychophysics Vol. 25(2), 75-79 (1979)

Lisberger, S.G.: The signal processing and function of the flocculus during smooth eye movements in the monkey. In: The Cerebellum New Vistas, Palay, S.L., Chan Palay, V. Eds. Springer, Berlin (1982)

Lisberger, S.G., Fuchs, A.F.: Role of primate flocculus during rapid behavioral modification of vestibular reflex II. Mossy fiber firing pattern during horizontal head rotation and eye movements. J.Neurophysiol. 41: 764-772 (1978)

Mach, E.: Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. 4.Aufl., Gusatav Fischer, Jena (1903)

Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig, 1875. Nachdruck E.J. Bonset, Amsterdam (1967)

Mackensen, G., Harder, S.: Untersuchungen zur elektrischen Aufzeichnung von Augenbewegungen. v.Graefes Archiv für Ophtalmologie Bd. 155, 397-412 (1954)

Marr, D.: A theory of the cerebellar cortex. J.Physiol. 202, 437-470 (1969)

Maekawa, K., Simpson, J.J.: Climbing fiber responses evoked in vestibulocerebellum of rabbbit from visual system. J.Neurophysiol. 36, 694-666 (1973)

Maekawa, K., Takeda, T.: Mossy fiber responses evoked in the cerebellar flocculus of rabbits by stimulation of the optic pathway. Brain Res. 98: 590-595 (1975)

Melcher, G.A., Henn, V.: The latency of circular vection during different accelerations of the optokinetic stimulus. Perception and Psychophysics, acc. Sept. 1981

Muratore, R., Zee, D.S., : Pursuit afternystagmus . Vision Res.19, 1057-1059 (1979)

Noda, H., Suzuki, D.: The role of the flocculus of the monkey in saccadic eye movements. J.Physiol 294: 314-334 (1979a)

Noda, H., Suzuki, D.; The role of the flocculus of the monkey in fixation and smooth pursuit eye movements. J.Physiol 294: 335-348 (1979b)

Noda, H., Warabi, T.: Eye position signals in the flocculus of the monkey during smooth pursuit eye movements. J.Physiol. 324: 187-202 (1982)

Ohm,J.: Zur Tätigkeit des Augenmuskelsenders. Selbstverlag des Autors, Bottrop, (1929)

Oman, C.N., Bock, O.L., Jen-Kuang Huang: Visually induced self motion sensation adapts rapidly to left-right reversal. Science, Vol. 209 (1980)

Precht, W., Cazin, L.: Functional deficits in the opto-kinetic system of albino rats. Exp. Brain Res. 37: pp. 183-186 (1979)

Precht, W.: Visual-vestibular interaction in the vestibular neurons: Functional pathways organisation. In: ANN. N.Y. ACAD. SCI.: Vol. 374 (1981)

Raphan, Th., Cohen,B.,: Integration and its relation to ocular compensatory movements. The Mount Sinai Journal of Medicine, Vol. 47, No.4, July-August, 1984

Raphan, Th., Matsuo, , V., Cohen, B.: Velocity storage in the vestibulo-ocular reflex arc (VOR). Exp. Brain Res. 35, 229-248 (1979)

Robinson, D.A.: Vestibular and optokinetic symbiosis: an example of explaining by modelling. Dev.Neurosci.1: 49-58 (1977)

Robinson, D.A.: Control of eye movements. In: Handbook of Physiology, sect 1: The nervous system,Vol II Am. Physiol Soc. (Bethesda) pp 1275-1320 (1981)

Schor, C.M., Lakshminarayanan, V., Narayan, V.: Optokinetic and vection responses to apparent motion in man. Vision Res. Vol 24, No.10, 1181-1187 (1984)

Schubert, G.: Über die physiologischen Auswirkungen der Corioliskräfte bei Trudelbewegungen des Flugzeuges. Acta oto-laryng.(Stockh.) 16, 29-47 (1931)

Sedgwick, H.A., Festinger, L.: Eye movements, efference and visual perception. In: Monty, Senders, eds.: Eye Movements and Psychological Processes. New York, (1976)

Strata, P.: Inferior olive : Functional aspects. In: Cerebellar Functions. Bloedel, J.R., Dichgans,J., Precht, W. Eds. Springer, Berlin, (1985)

Ter Braak, J.W.G.: Untersuchungen über den optokinetischen Nystagmus. Arch. Neerl. Physiol. 21, 309 (1936)

Texeira, R.A., Lackner, J.R.: Optokinetic motion sickness: Attenuation of visually induced self-rotation by passive head-movements. Aviation, Space and Environmental Medicine 50 (1979)

Waespe, W., Buettner, U., Henn, V.: Input-output activity of the primate flocculus during visual-vestibular interactions. ANN. N.Y. ACAD. SCI.: Vol. 374 (1981)

Waespe, W., Henn, V.: The primate floculus in visual vestibular interactions: Conceptual, neurophysiological and anatomical problems. In: Cerebellar Functions, Bloedel, J.R., Dichgans, J., Precht,W. Eds. Springer, Berlin (1985)

Waespe, W., Henn, V.,: The velocity response of vestibular nucleus neurons during vestibular, visual and combined angular acceleration. Exp. Brain Res. 37 (2) pp. 337-347 (1979)

Waespe, W., Henn, V.: Visual-vestibular interaction in the flocculus of the alert monkey. II. Purkinje cell activity. Exp. Brain res. 43 pp.349-360 (1981)

Young, L.R., Dichgans, J., Murphy, R., Brandt, Th.: Interaction of optokinetic and vestibular stimuli in motion perception. Acta Otholaryngol. 76, pp. 24-31 (1973)

Young, L.R., Henn, V.S.: Selective Habituation of vestibular nystagmus by visual stimulation. Acta Otholaryngol. 77 (1974)

Young, L.R., Henn, V.S.: Selective habituation of vestibular nystagmus by visual stimulation in the monkey. Acta Otholaryngol. 82 (1976)

Zacharias, G.L., Young, L.R.: Influence of combined visual and vestibular cues on human perception and control of horizontal rotation. Exp. Brain Res. 41, 159-171 (1981)

Zee, D.S.: Ocular motor control. in: S. Lessell, J.T.W.van Dahlen, eds.: Neuro-Ophtalmology 1980, Amsterdam 1980

Zee,D.S., Yamazuke,A., Grucer, G.: Ocular motor abnormalities in trained monkeys with floccular lesions. Soc. Neurosci. Abstr.4,168 (1978)

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich vor allem meinen Eltern danken, ohne deren umfassende Unterstützung diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Besonders dankbar bin ich Herrn Prof. Dr. Grüsser für die Aufgabenstellung, die stete Bereitschaft zur Diskussion und auch für sein außergewöhnliches Bemühen um die Förderung der Doktoranden.

Weiter möchte ich den Mitarbeitern des Physiologischen Instituts, insbesondere Frau Klingbeil, Frau Dames, Herrn Dipl.Ing Weiss, Herrn Dr. Behrens sowie Herrn Winzer und Herrn Holzner danken, die alle mit großer Hilfsbereitschaft zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Lebenslauf

13.7.55	geboren in Itzehoe, Holstein
1961 - 1965	Besuch der Grundschule in Itzehoe
1965 - 1974	Besuch des Gymnasiums, Abitur
1974 - 1976	Wehrhrdienst als Sanitäter
1976 - 1977	Arbeit als Krankenpflegehelfer in den Alsterdorfer Anstalten in Hamburg
1977 - 1978	Studienaufenthalt in Brasilien im Rahmen des Internationalen Christlichen Jugendaustausches
April 1978	Beginn des Studiums der Humanmedizin an der Freien Universität Berlin
Okt. 1984	Medizinisches Staatsexamen, Approbation als Arzt
seit Jan. 1985	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. O.-J. Grüsser

Papyrus-Druck GmbH Berlin ☎ 3416451
Dissertationen